ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 66
7
ИЮЛЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1981

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 66 (1981) № 7

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. M. Sytnik, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. И. Буркова, Е. А. Гинстлинг* и *З. В. Грушина*

Сдано в набор 7.04.81. Подписано к печати 29.06.81. М-20111. Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $9^{1}/_{2}+4$ вкл. ($^{1}/_{2}$ печ. л.)=
=14.00 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.96. Тираж 2645. Тип. зак. 272

Издательство «Наука». Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164. Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34. 9 линия, 12

ТОМ 66 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1981, № 7

УДК 581.84 : 582.952.6

Э. С. Терехин, Т. И. Кравцова, В. К. Василевская

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРОЕНИЯ И БИОЛОГИИ ПОБЕГОВ ЗАРАЗИХОВЫХ (*OROBANCHACEAE*)

E. S. TERIOKHIN, T. I. KRAVTSOVA, V. K. VASILEVSKAYA. ON SYSTEMATIC SIGNIFICANCE OF SOME PECULIARITIES IN THE STRUCTURE AND BIOLOGY OF THE SHOOTS OF THE *OROBANCHACEAE*

Систематика заразиховых (*Orobanchaceae*), разработана к настоящему времени неудовлетворительно, поэтому предпринята попытка исследования этого вопроса с привлечением материала по ранее слабо изученным и не изученным родам. Приведены данные об анатомическом строении побегов у представителей разных родов, которые в совокупности с данными о характере развития побегов (подземных или надземных) и типах соцветия дают возможность разделить семейство заразиховых на две естественные группы. Различия в анатомическом строении побегов у представителей секций *Osproleon* и *Trionychon* из рода *Orobanche* подтверждают возможность признания за ними статуса отдельных родов.

В настоящее время систематику сем. *Orobanchaceae* Vent. нельзя признать достаточно разработанной. Монограф семейства G. Beck-Mannagetta (1930) разделил заразиховые по числу плодолистиков на две группы: *Orobanchaceae bicarpellatae*, к которой он отнес большинство родов, и *Orobanchaceae tricarpellatae* (в нее вошли три рода: *Phacellanthus* Sieb. et Zucc., *Platypholis* Maxim. и *Xylanche* (Hook. f. et Thoms.) G. Beck).[1] Однако в процессе дальнейшего изучения заразиховых накопилось столько отклонений от этой классификации, что она фактически утратила сколько-нибудь отчетливые границы. Уже сам ее автор отмечал ряд исключений. Так, в родах *Boschniakia* C. A. Mey. и *Cistanche* Hoffmg. et Link, относимых им в группу *O. bicarpellatae*, встречаются виды с гинецеем из трех плодолистиков (*Boschniakia handelii* G. Beck, *Cistanche ridgewayana* Aitch. et Hemsl.) или же виды, у которых число плодолистиков в гинецее варьирует (*Cistanche tubulosa* (Schrenk) Wight, *C. salsa* (C. A. Mey.) G. Beck и др.). У представителей выделенного G. Beck-Mannagetta нового рода *Kopsiopsis* G. Beck гинецей состоит из четырех плодолистиков. B. Tiagi, H. Sankla (1963) обнаружили трехплодолистиковые завязи у части представителей вида *Orobanche lucorum* A. Br. В роде *Phacellanthus* (*Ph. tubiflorus* Sieb. et Zucc.), который Beck-Mannagetta отнес в группу *O. tricarpellatae*, завязи из двух и трех плодолистиков встречаются почти в равном числе (Терехин, 1973). У *Mannagettaea hummelii* H. Smith также были обнаружены завязи, состоящие из двух или трех плодолистиков (Терехин, 1979). Согласно устному сообщению Г. М. Анисимовой, гинецей из двух и трех плодолистиков найден у *Orobanche alsatica* Kirschl. Как отметил еще

---

[1] Более ранние работы по систематике заразиховых (Wight, 1850; Bellini, 1908; Livera, 1927, и др.) в настоящей статье не рассматриваются, поскольку они включают отдельные роды паразитных норичниковых, по которым у нас нет данных; кроме того, эти системы не приняты монографом семейства заразиховых (Beck-Mannagetta, 1930).

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1981 г.

H. Smith (1933), деление заразиховых на группы *O. bicarpellatae* и *O. tricarpellatae* не соответствует естественным группам семейства. Таким образом, необходимость дальнейшей разработки систематики заразиховых достаточно очевидна.

Среди заразиховых можно выделить группу родов, представители которых отличаются от остальных *Orobanchaceae* своеобразием биологии и строения генеративных побегов. Полевые наблюдения, анализ литературных данных и гербарных образцов показывают, что для представителей родов *Phacellanthus*, *Mannagettaea* H. Smith, *Platypholis*, *Gleadovia* Gamble et Prain, *Tienmuia* Hu и *Christisonia* Gardn. характерны подземный, часто редуцированный стебель и расположенное на самой поверхности почвы соцветие более или менее щитковидного типа.

Рассмотрим подробнее представителей этой группы заразиховых.

Phacellanthus. Цветоносные побеги *Ph. tubiflorus* высотой от 4 до 18 см, с редуцированными подземными стеблями длиной от 1.5 до 14.5 см. Соцветие щитковидное, почти головчатое (Новопокровский, Цвелев, 1958; Терехин, 1973; наши данные).

Mannagettaea. Цветоносные побеги *M. hummelii* высотой от 3.5 до 7 см с редуцированными подземными стеблями 1—4.5 см длины. Соцветие щитковидное, почти головчатое (Попов, 1958; Терехин, 1979; наши данные).

Platypholis. Цветоносные побеги *P. boninsimae* Maxim. высотой до 16 см, с толстыми короткими стеблями. Изучение гербарного образца (Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР) обнаруживает большое габитуальное сходство *P. boninsimae* с *Phacellanthus tubiflorus*. Стебель мясистый и, по-видимому, подземный, на что указывает его почернение при сушке, характерное именно для подземных сочных стеблей голопаразитных растений. Соцветие щитковидно-пучковатое (Maximowicz, 1886; наши данные).

Gleadovia. Цветоносные побеги *G. ruborum* Gamble et Prain до 15 см длиной, с мясистыми подземными стеблями. Соцветие щитковидно-пучковатое (Beck-Mannagetta, 1930).

Tienmuia. Соцветие у *T. triandra* Hu щитковидно-пучковатое. Рисунок растения из статьи H. Hu обнаруживает явное габитуальное сходство *T. triandra* с описанными выше растениями (Hu, 1939).

Christisonia. Этот род включает 18 видов, большинство из которых имеет побеги с редуцированными стеблями. Так, например, у *Ch. lawii* Wihgt стебель утолщенный, короткий, его длина 2.5—7.5 см, у *Ch. albida* Thwait длина стебля 2.5—5, у *Ch. rodgeri* Smith et Banerji — 3—4.5, у *Ch. hookeri* Clarke, *Ch. sinensis* G. Beck, *Ch. neilgherrica* Gardn., *Ch. subacaulis* Gardn. — 7—12 см (Hooker, 1884; Beck-Mannagetta, 1930). G. Beck-Mannagetta отмечает подземное положение стебля лишь для одного вида — *Ch. scortechinii* Prain, но J. Hooker описывает в этом роде несколько почти бесстебельных видов растений (*Ch. subacaulis* и др.) и растения с корневищами (*Ch. bicolor* Gardn. и в сущности все другие виды). Чернеющие при сушке, часто редуцированные стебли видов *Christisonia* не оставляют сомнений в их подземном росте. Большинство видов имеет более или менее щитковидные, иногда почти головчатые соцветия, переходящие у *Ch. tricolor* Garnd., *Ch. tubulosa* (Wight) Benth. и *Ch. saulieri* Dunn. в кистевидные, что, по-видимому, связано с переходом к полуподземному существованию (это характерно также для представителей паразитного рода *Lathraea* L. из норичниковых).

Как можно видеть из приведенных выше данных, подземное существование редуцированных, часто корневищеподобных стеблей взаимосвязано со щитковидным типом соцветия. Представители других родов семейства заразиховых имеют надземные побеги и иной тип соцветий — колосовидный или кистевидный, а иногда — одиночные цветки. Колосовидные или кистевидные соцветия характерны для представителей родов *Boschniakia*, *Cistanche*, *Conopholis* Wallr., *Epifagus* Nutt., *Kopsiopsis*, *Necranthus* Gilli, *Orobanche*, *Xylanche* и некоторых видов *Aeginetia* L. (Beck-Mannagetta, 1930; Smith. H., 1933; Новопокровский, Цвелев, 1958; Gilli, 1968, и др.). Одиночные цветки характерны для видов *Diphelypaea* Nicols., некоторых видов *Aeginetia* и представителей секции *Gymnocaulis* Nutt. из рода *Orobanche*.

Э. С. Терехин (1979) высказал предположение, что особенности биологии побегов и строения соцветий могут быть использованы для выделения у заразиховых таксонов надродового уровня. Предпосылкой дальнейшего исследования послужила мысль о возможной взаимосвязи между особенностями биологии развития побегов (подземного, полуподземного и надземного) и чертами их анатомического строения.

Предварительное изучение анатомии стебля у *Phacellanthus tubiflorus* и *Mannagettaea hummelii* показало, что для их подземных стеблей характерно отсутствие механических тканей.

Первыми исследователями, которые изучали анатомическое строение стебля растений из сем. *Orobanchaceae*, были французские ботаники (Duchartre, 1845; Lory, 1847; Chatin, 1857; Hovelacque, 1888). G. Beck-Mannagetta (1930) подробно описал анатомию стебля только у представителей рода *Orobanche*, а для всего семейства дал лишь краткие и самые общие сведения, ссылаясь на работы L. Koch (1887) и M. Hovelacque (1888).

Позже анатомическое строение у представителей отдельных родов семейства изучали W. C. Worsdell (1895) — у *Christisonia*; L. Wilson (1898) — у *Conopholis*; E. Cooke, A. Shively (1904) — у *Epifagus*; A. Smith (1901) и P. Tate (1925) — у *Orobanche*, *Epifagus* и *Conopholis*; Ozenda, Capdepon (1977, 1978) — у *Cistanche* и *Xylanche*.

Эти исследователи отмечают, что стебли растений из сем. *Orobanchaceae* имеют нормальную для двудольных структуру, упрощенную и измененную в связи с паразитным образом жизни: рыхлое расположение проводящих пучков, разделенных широкими сердцевинными лучами; сильную редукцию ксилемы, которая иногда не выполняет укрепляющей функции, передавая ее имеющейся в стебле склеренхиме; сильное развитие флоэмы. Редукцию проводящих тканей в стебле обычно связывают с редукцией листьев, превратившихся в бесцветные чешуи (Worsdell, 1895).

G. Beck-Mannagetta (1930) так описывает анатомическое строение стебля, характерное для представителей семейства: сильные коллатеральные сосудистые пучки проходят в стебле в одиночном, редко двойном ряду, образуя кольцо; на поперечном срезе они клинообразно суживаются по направлению к центру стебля и отчетливо выделяются благодаря радиальным сердцевинным лучам; кнаружи от них лежат флоэмные пучки, которые образуют более или менее ясное флоэмное кольцо; часто появляются обильные утолщения оболочек клеток сосудистых пучков, которые простираются также на клетки коры и сердцевины.[2] G. Beck-Mannagetta, как и другим исследователям, фактически не были известны представители родов с подземными стеблями. Располагая более полными материалами, мы попытались изучить особенности анатомического строения стеблей у видов как с надземными, так и с подземными стеблями.

Особенности анатомического строения побегов заразиховых мы изучали на фиксированном (фиксатор ФАА — 90 : 5 : 5) и на гербарном материалах (Гербарий БИН АН СССР и сборы Э. С. Терехина). Гербарный материал предварительно размачивали в смеси глицерин—спирт—вода (1 : 1 : 1). Изучали поперечные и продольные срезы (сделанные от руки) в верхней части стебля на расстоянии 1—2 см от нижнего цветка соцветия. Для этого были взяты растения в период цветения, после раскрывания большинства цветков соцветия. В некоторых случаях изучали формирование анатомической структуры и основания стебля. Срезы окрашивали флороглюцином с серной кислотой и анилиновым голубым. Исследованы виды: на фиксированном материале — *Phacellanthus tubiflorus*, *Mannagettaea hummelii*, *Diphelypaea coccinea* Nicols. (=*Phelypaea coccinea* Poir.), *Orobanche sogdiana* Novopokr., *O. aegyptiaca* Pers., *O. caesia* Rchb., *O. kotschyi* Reut., *O. vulgaris* Poir., *O. hederae* Duby., *Lathraea squamaria* L.; на сухом — *Platypholis boninsimae*, *Christisonia tricolor*, *C. albida*, *C. bicolor* *Aeginetia indica*, *Cistanche salsa*, *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlechtend.) Fedtsch., *Orobanche amurensis* (G. Beck) Kom., *O. gamosepala* Reut., *O. crenata* Forsk. (=*O. speciosa* DC.), *O. grossheimii* Novopokr., *O. alsatica*, *O. uniflora*, *Epifagus americana* Nutt. (=*E. virginianus* Darl.) *Kopsiopsis strobilacea* (A. Gray) G. Beck, *Xylanche himalaica* (Hook. f. et Thoms.) G. Beck, *Lathraea clandestina*.

---

[2] G. Beck-Mannagetta (1930), а за ним и C. Metcalf и L. Chalk (1950) в стебле представителей некоторых родов сем. *Orobanchaceae* выделяют 2 круга склеренхимы: коровой и сердцевинный. Мы считаем, что правильнее пишут об этой ткани E. Cooke, A. Shively (1904) и J. Boeshore (1920), которые полагают, что коровой круг возникает благодаря одревеснению первичной флоэмы. Сердцевинный круг, по нашим наблюдениям, является производным перимедуллярной зоны, поэтому мы будем называть механическую ткань в стеблях *Orobanchaceae*, возникающую из первичной флоэмы, — внешним, а из перимедуллярной зоны — внутренним кругом склеренхимы.

У *Phacellanthus tubiflorus* стебель подземный, мягкий, механические ткани в нем отсутствуют. Наружную ткань стебля составляют отмирающие ткани налегающих друг на друга оснований листьев-чешуй. Кора и сердцевина широкие, однородные, состоят из тонкостенных паренхимных клеток, содержащих крахмал. Проводящие пучки — коллатеральные, образуют на поперечном срезе почти непрерывный круг, редко разделенный сердцевинными лучами. Точнее, круг образован разросшейся в тангентальном направлении флоэмой. Ксилема характеризуется очень слабым развитием; обычно это группы из 1—4 сосудов. В ксилемной части проводящих пучков много тонкостенных паренхимных клеток. Местами в проводящих пучках виден камбий (рис. 1, *1*; рис. 6, *1* — см. вклейку).

В стебле *Platypholis boninsimae* (рис. 1, *2*) механические ткани также отсутствуют. Проводящие пучки разделены широкими сердцевинными лучами. Как и у *Phacellanthus tubiflorus*, в ксилеме проводящих пучков много тонкостенных паренхимных клеток.

Анатомическое строение стебля *Mannagettaea hummelii* (рис. 1, *3*; рис. 6, *2*) отличается не только от таковых уже рассмотренных, но и от всех других изученных видов сем. *Orobanchaceae*. Стебель мягкий, механические ткани в нем отсутствуют. Проводящие пучки образуют кольцо за счет тангентального разрастания и флоэмы, и ксилемы. Кольцо проводящих тканей часто прерывается листовыми лакунами, так как узлы сближены. Флоэма менее развита, чем у всех других изученных представителей семейства. Ксилема занимает бо́льшую часть кольца проводящих тканей; сосуды расположены маленькими вытянутыми в тангентальном направлении группами и окружены ксилемной тонкостенной паренхимой.

Стебель *Christisonia albida* (рис. 2, *1*) мягкий, механические ткани в нем отсутствуют. Эпидерма состоит из мелких прямоугольных на поперечном срезе клеток с утолщенными бурыми наружными стенками. В стебле несколько крупных синтетических проводящих пучков, окруженных мелкими паренхимными клетками. Сосуды располагаются радиальными рядами. W. Worsdell (1895), изучавший анатомическое строение *Ch. bicolor*, *Ch. neilgherrica* и *Ch. subacaulis*, отметил в стеблях этих растений присутствие механической ткани (клетки которой он называл каменистыми), развитой у разных видов в неодинаковой степени. Однако этот автор, по-видимому, исследовал (по крайней мере у одного из этих видов — *Ch. bicolor*) не собственно стебель, а цветоножку. Мы изучали анатомическое строение стебля *Ch. bicolor* под тем местом, где цветоножка отходит от стебля (рис. 2, *2*). Здесь анатомическое строение стебля отличается от того, что описал W. Worsdell. Механических тканей в стебле нет. Одревесневают только стенки сосудов. Проводящих пучков немного, как и у *Ch. albida*, они крупные и разделены широкими сердцевинными лучами. В пучках довольно много крупных вторичных сосудов. В цветоножках *Ch. tricolor* (рис. 2, *3*) мы обнаружили островки механической ткани, сформировав-

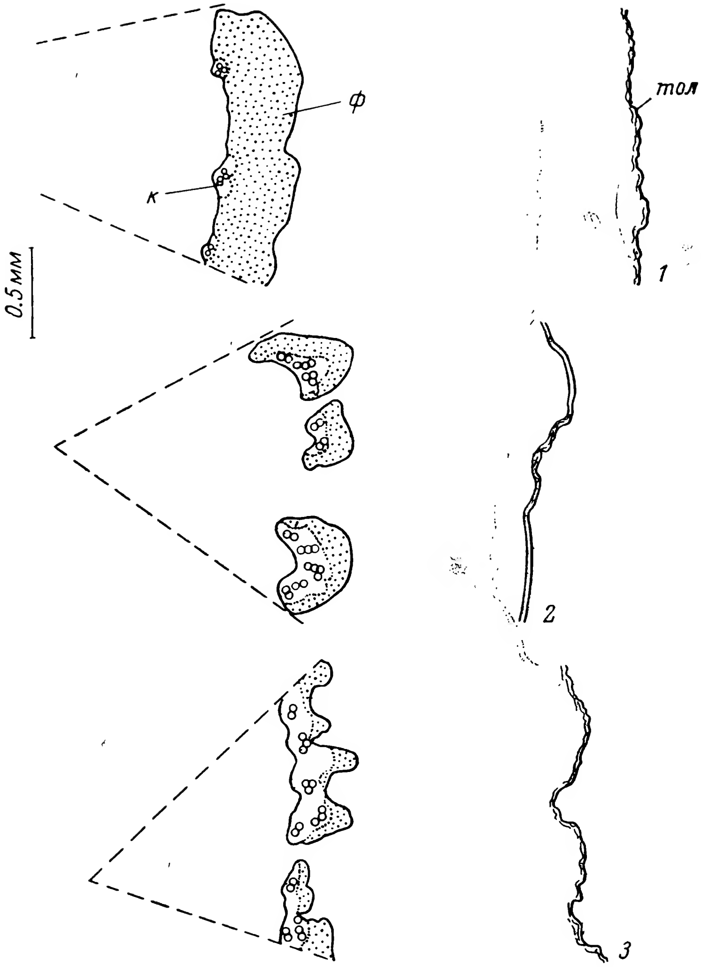


Рис. 1. Схема поперечных срезов верхней части стебля у видов заразиховых, не имеющих механической ткани.

1 — *Phacellanthus tubiflorus*, *2* — *Platypholis boninsimae*, *3* — *Mannagettaea hummelii*. *ф* — флоэма, *к* — ксилема, *тол* — разрушающаяся ткань оснований листьев.

шейся из паренхимы первичной флоэмы. В отдельных случаях слегка одревесневают и некоторые клетки сердцевины под ксилемой проводящих пучков.

В указанной работе 1895 г. W. Worsdell описывает строение стебля *Christisonia subacaulis*. Он отмечает у этого вида более редуцированное и видоизмененное анатомическое строение по сравнению с другими видами *Christisonia*: проводящие пучки не образуют правильного кольца и обычно концентрические (ксилема окружена флоэмой). Ткань коры и сердцевины очень рыхлая. Для проводящих пучков характерно развитие большого количества паренхимных тканей, поэтому элементы проводящей ткани, разделенные паренхимными клетками, разбросаны. Относительно механических тканей W. Worsdell указывает, что в некоторых стеблях «каменистые» клетки полностью отсутствуют, а в других они имеются, окружают проводящие пучки, иногда находятся в коре или сердцевине, но являются слабо лигнифицированными.

Для рода *Orobanche* характерно присутствие в стебле развитой механической склеренхимной ткани, которую на поперечном срезе можно наблюдать в виде одного или двух колец — «упрочающий круг стебля», по G. Beck-Mannagetta (1890). Секции *Trionychon* и *Osproleon* этого рода значительно различаются по характеру и степени развития склеренхимы.

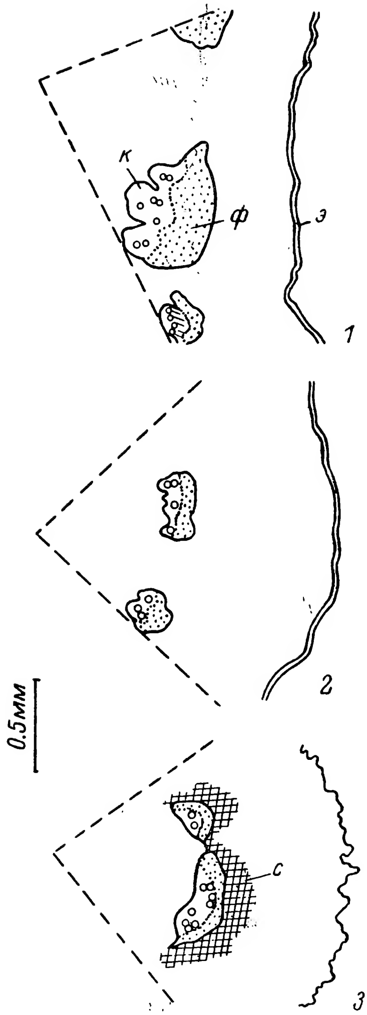


Рис. 2. Схема поперечных срезов верхней части стебля и цветоножки у представителей рода *Christisonia*.

1 — *C. albida* 2 — *C. bicolor*, 3 — *C. tricolor* (цветоножка). э — эпидерма, с — склеренхима; остальные обозначения, как на рис. 1.

У всех исследованных нами видов *Orobanche* из секции *Osproleon* в периферической части сердцевины стебля имеется кольцо механической ткани — «внутренний круг склеренхимы», являющийся производным клеток перимедуллярной зоны. Под пучками ксилемы все клетки которой также сильно лигнифицированы, склеренхима развита сильнее, чем между пучками, и углубляется в сердцевину. Ее клетки, прилегающие к ксилеме, длиннее прилегающих к сердцевине и более утолщены. Эта особенность строения склеренхимы внутреннего круга характерна для всего рода *Orobanche*. Строение стебля *Orobanche hederae*, одного из видов этой секции, описано P. Tate (1925). Наше исследование подтверждает данные этого автора. Эпидерма стебля *O. hederae* состоит из мелких прямоугольных клеток с утолщенными наружными стенками. Местами видны устьичные комплексы в виде групп клеток, слегка поднятых над поверхностью стебля. Эпидерма несет редкие многоклеточные железистые волоски, строение которых подробно описано J. Boeshore (1920). Кора однородная, состоит из паренхимных тонкостенных клеток, содержащих крахмальные зерна. Внутренняя, бо́льшая часть сердцевины образована крупными тонкостенными паренхимными клетками, тогда как в периферической ее части — перимедуллярной зоне — клетки, примыкающие к ксилеме или флоэме проводящих пучков, мелкие, прозенхимные, сильно одревесневшие. От внутреннего круга склеренхимы к внутренней неодревесневшей части сердцевины переход постепенный. Проводящие пучки коллатеральные, расположены в один круг (рис. 3,*1*; рис. 6, *3*). Камбий не выражен. Флоэма проводящих пучков разрастается в тангентальном направлении, образуя почти непрерывное кольцо. Сильно развитая флоэма состоит из радиально чередующихся групп крупноклеточной паренхимы и участков ситовидных трубок с клетками-спутниками. Ксилема проводящих пучков расположена сравнительно редко. Сосудов мало, они отделены от флоэмы 1—2 слоями волокон. В ксилеме более крупных пучков имеются тонкостенные паренхимные клетки. В большинстве проводящих пучков сосуды окружены волокнами и на поперечном срезе хорошо отличимы от волокон при действии флороглюцином с H_2SO_4.

Изученные нами виды *Orobanche* из этой же секции — *O. vulgaris*, *O. crenata*, *O. amurensis*, *O. alsatica*, *O. grossheimii*, *O. gamosepala* — имеют очень сходное с *O. hederae* анатомическое строение стебля. Различия могут касаться толщины коры и сердцевины, мощности и очертания границ внутреннего склеренхимного круга, количества железистых волосков на эпидерме. В ксилеме проводящих пучков тонкостенные паренхимные клетки иногда отсутствуют. Стебель может быть полым. Во флоэме *O. crenata* имеются одиночные выделительные клетки (или ходы) с желтым содержимым. У некоторых видов (*O. alsatica* и *O. grossheimii*) внутрь от ксилемы проводящего пучка может быть особенно много мелкоклеточной склеренхимы внутреннего круга.

От перечисленных видов заметно отличается *Orobanche kotschyi*. Проводящие пучки образуют очень неровный круг; граница флоэмы и ксилемы в проводящих пучках выпуклая, и флоэма располагается в них не только снаружи, но и с латеральных сторон. Проводящие пучки кажутся погруженными в склеренхиму, так как граница одревеснения сердцевинных лучей проходит на уровне флоэмы и выше.

Результаты изучения строения стебля *Orobanche uniflora* (секция *Gymnocaulis*) отличаются от данных, полученных J. Boeshore (1920). По нашим данным, стебель у *O. uniflora* полый, его центральная часть, состоявшая, по-видимому, из тонкостенных клеток, разрушена. Сохранилась только перимедуллярная зона из клеток с утолщенными и одревесневшими оболочками, образующая внутренний круг склеренхимы (рис. 3, *2а*). Флоэма хорошо развита, проводящие пучки разделены широкими сердцевинными лучами. Строение стебля *O. uniflora* сходно с тем, которое мы наблюдали в стебле у видов *Orobanche* из секции *Osproleon*. Анатомическое строение основания стебля *O. uniflora* (рис. 3, *2б*) в целом сходно с таковым в части, расположенной под соцветием. Однако, как это отмечали A. Smith (1901) и J. Boeshore (1920), механические ткани здесь отсутствуют, имеется много крупноклеточной паренхимы, клетки которой заполнены крахмальными зернами.

Анатомическое строение стебля *Cistanche salsa* (рис. 3, *3*) очень сходно с таковым у видов *Orobanche* из секции *Osproleon*; на поперечном срезе также виден внутренний круг склеренхимы. Эпидерма состоит из мелких прямоугольных клеток с утолщенными наружными стенками. Имеются длинные, многоклеточные железистые волоски, более крупные, чем у изученных видов рода *Orobanche*. Кора широкая, однородная, состоит из тонкостенных паренхимных рыхло расположенных клеток. Сердцевина также очень широкая, внутренняя ее часть образована тонкостенными паренхимными клетками, а перимедуллярная зона представляет собой кольцо склеренхимы. Так же, как у видов *Orobanche* из секции *Osproleon*, имеется постепенный переход от сердцевинного круга склеренхимы к внутренней неодревесневшей части сердцевины. Проводящие пучки коллатеральные, расположены в круг, но образуют неправильную линию. Граница флоэмы и ксилемы в проводящих пучках выпуклая. Флоэма располагается снаружи и латерально, она обычно разделена сердцевинными лучами. Лишь иногда флоэма смежных проводящих пучков соединяется. В ксилеме сосуды разделены сильно лигнифицированными волокнами.

Сходное с заразихами из секции *Osproleon* рода *Orobanche* строение стебля имеет и *Diphelypaea coccinea* (рис. 3, *4*). Внутренний круг склеренхимы развит у *D. coccinea* слабее, чем у представителей секции *Osproleon* из рода *Orobanche*. Стебель полый. На поперечном срезе эпидерма состоит из мелких, от квадратных до округлых клеток с утолщенными наружными стенками. На поверхности видны многоклеточные железисто-головчатые волоски. Кора однородная, представлена тонкостенными паренхимными клетками. Проводящие пучки коллатеральные, расположены в один круг, но в отличие от *Orobanche* не образуют непрерывного кольца, а разделены часто довольно широкими сердцевинными лучами. У некоторых пучков флоэма разрастается и соединяется.

У видов секции *Trionychon* рода *Orobanche* строение стебля значительно отличается от таковых видов секции *Osproleon*. В стебле *Orobanche sogdiana* (рис. 3, *5*; рис. 6, *4*) ясно выражены те анатомические особенности, которые отметил для этой секции G. Beck-Mannagetta (1890). В результате одревеснения первичной флоэмы, образующей наружный круг склеренхимы, перимедуллярной зоны, образующей внутренний склеренхимный, круг, и

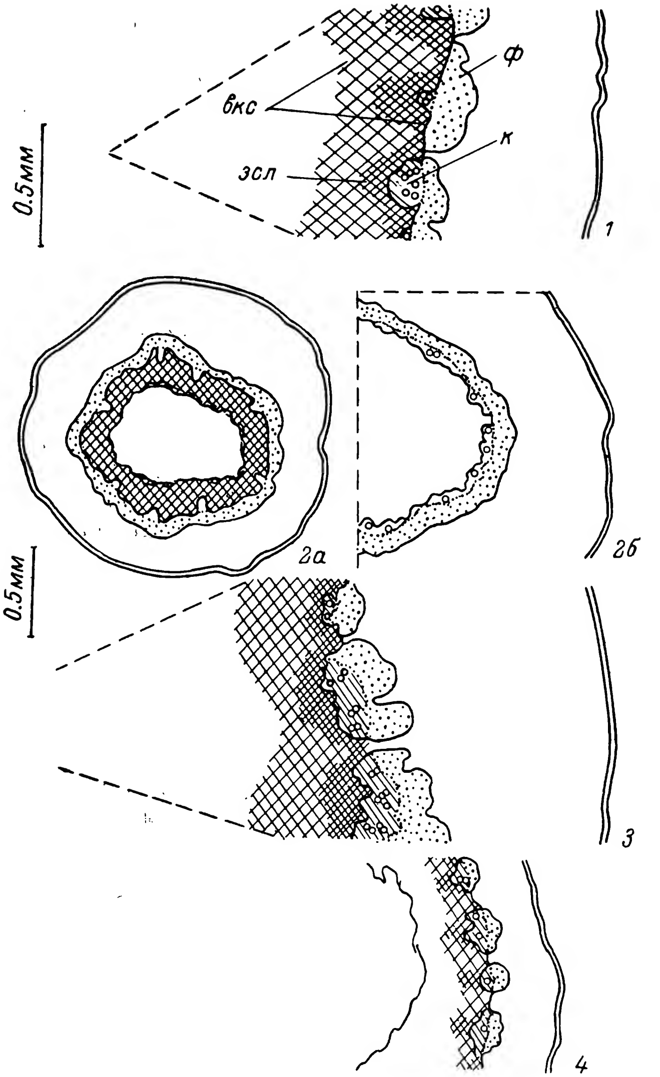


Рис. 3. Схема поперечных срезов верхней части стеблей с кольцом механической ткани.

1 — *Orobanche hederae*, *2а* — *Orobanche uniflora* (верхняя часть стебля), *2б* — *O. uniflora* (основание стебля), *3* — *Cistanche salsa*, *4* — *Diphelypaea coccinea*, *5* — *Orobanche sogdiana*, *6* — *Boschniakia rossica*, *7* — *Kopsiopsis strobilaceae*, *8* — *Xylanche himalaica*; *вкс* — внутренний круг склеренхимы, *нкс* — наружный круг склеренхимы, *зол* — зона сильной лигнификации; остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

клеток между проводящими пучками последние полностью заключены в механические ткани. Наружный склеренхимный круг состоит из пористых, толстостенных, коротких, сильно лигнифицированных волокон. Характерно, что у этого вида лигнификация клеток склеренхимы значительно сильнее, чем у заразих из секции *Osproleon*. Склеренхима внутреннего круга узкими клиньями глубоко вдается в тонкостенную часть сердцевины. Проводящие пучки расположены тесно. Флоэма более мелкоклеточная, чем у видов секции *Osproleon*, но также образует почти непрерывное кольцо, тогда как ксилема проводящих пучков разъединена склеренхимой. В отличие от других секций этого рода крупные проводящие пучки биколлатеральные. Флоэма с внутренней стороны проводящего пучка возникает из перимедуллярной зоны (рис. 3, *5*). Местами в проводящих пучках виден камбий. В отдельных проводящих пучках довольно много вторичных сосудов. Среди тонкостенных паренхимных клеток коры и сердцевины имеются

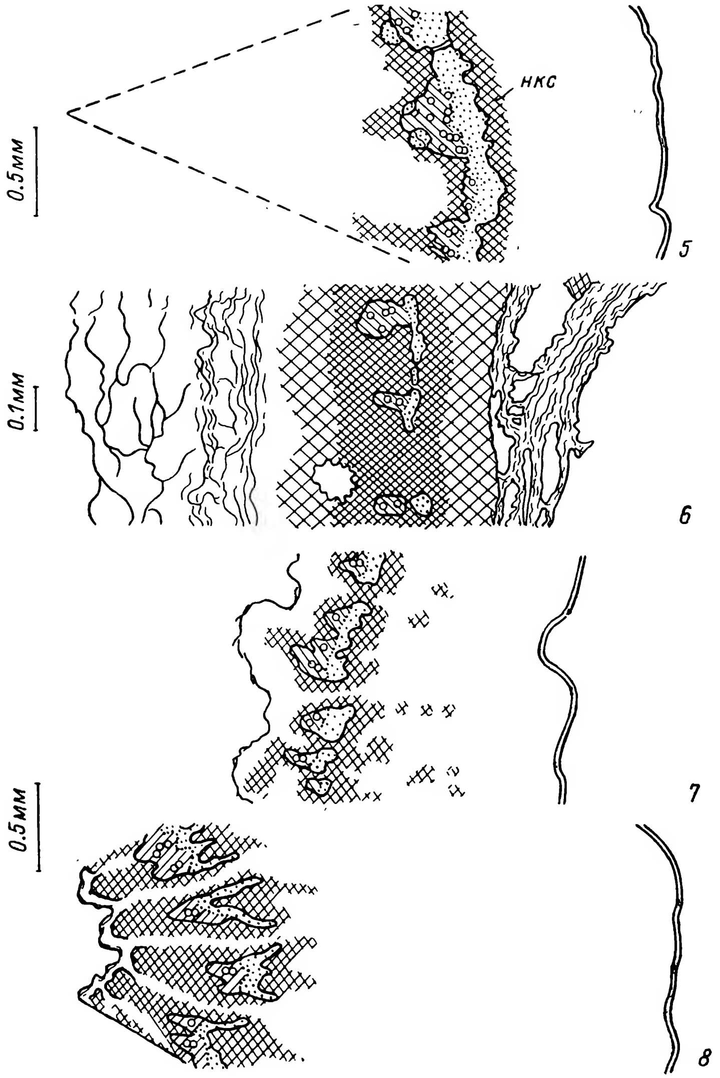


Рис. 3 (*продолжение*).

группы клеток с утолщенными, лигнифицированными стенками, что не встречается у изученных представителей секции *Osproleon*.

У *Orobanche caesia* из этой же секции *Trionychon* стебель по анатомическому строению сходен со стеблем *Orobanche sogdiana*. Отличие лишь в том, что наружный круг склеренхимы в стебле толще (из 5—7 клеток по радиусу). Проводящие ткани и склеренхима более мелкоклеточные. Склеренхима внутреннего круга развита только по сторонам проводящих пучков, вдающихся в сердцевину клиньев из этой ткани здесь не наблюдали.

В стебле *Orobanche aegyptiaca* (секции *Trionychon*) лигнификация клеток в обоих кругах склеренхимы значительно слабее, чем у двух предыдущих видов; склеренхима внутреннего круга также развита слабее. У этого вида в отличие от *O. caesia* она образует слабо развитую прерывистую обкладку проводящих пучков, состоящую всего из одного слоя крупных одревесневших клеток; по сторонам проводящих пучков склеренхима состоит из трех слоев клеток.

Стебель *Boschniakia rossica* (рис. 3, *6*) полый, ребристый; в ребрах проходят по два сближенных проводящих пучка. Имеется наружный и внутренний круги склеренхимы; клетки сердцевинных лучей также одревесневают, и проводящие пучки оказываются окруженными механической тканью. В коре и сердцевине выражен постепенный переход от сильно лигнифицированных паренхимных клеток к менее лигнифицированным и более крупным паренхимным клеткам. Проводящие пучки коллатеральные, расположены узким кругом. Между проводящими пучками имеются пучки, состоящие только из флоэмы.

Анатомическое строение стебля у *Kopsiopsis strobilaceae* (рис. 3, *7*) очень сходно с таковым у *Boschiakia rossica*. Стебель полый, ребристый, с несколькими мелкими проводящими пучками в ребрах. В стебле имеет место сильное одревеснение: хорошо развиты оба круга склеренхимы. Одревесневают также и клетки между пучками — сердцевинные лучи. Проводящие пучки, как и у *Boschniakia*, окружены механической тканью, состоящей из одревесневших прозенхимных клеток. Иногда не все паренхимные клетки сердцевинных лучей одревесневают и кольцо склеренхимы перерывается. Наружная часть коры состоит из тонкостенных паренхимные клеток, среди них встречаются одиночные или группами паренхимные клетки с одревесневшими стенками. Такие же одиночные клетки с одревесневшими стенками имеются и в сердцевине. Проводящие пучки коллатеральные, клинообразно сужены к центру стебля.

Стебель *Xylanche himalaica* (рис. 3, *8*) широкий, полый. Механическая ткань в нем сильно развита в виде двух колец склеренхимы, клетки сердцевинных лучей также одревесневают и проводящие пучки оказываются окруженными механическими тканями. Однако одревесневают не все клетки сердцевинных лучей и поэтому кольцо склеренхимы разъединено тонкостенной паренхимой. Очень широкая кора состоит из тонкостенных паренхимных клеток. Проводящие пучки коллатеральные, крупные, синтетические. Флоэма на поперечном срезе расположена участками неправильной формы. В ксилеме сосудов мало.

У *Aeginetia indica* (рис. 4, *1*) в стебле развивается сильное одревеснение; имеется не только наружный, но и широкий внутренний круг склеренхимы; клетки между пучками с утолщенными лигнифицированными стенками. Узких, сильно лигнифицированных клеток склеренхимы у этого вида мало. Они прилегают снаружи к проводящим пучкам и являются одревесневшей первичной флоэмой. Остальная часть склеренхимы наружного круга образована одревесневшими крупными паренхимными клетками. В коре и сердцевине можно наблюдать постепенный переход от клеток с утолщенными одревесневшими стенками к тонкостенной паренхиме. Сходную характеристику механических тканей *Aeginetia indica* дает J. Juliano (1935). Согласно его описанию, эпидерма состоит из радиально вытянутых клеток, в которых найден пигмент. Кора и сердцевина представлены крупными, округлыми на поперечном срезе паренхимными клетками. Проводящие пучки коллатеральные. Флоэма занимает бо́льшую часть проводящего пучка. Ситовидные трубки и клетки-спутники встречаются группами. Участки ксилемы состоят из групп трахеид с утолщенными стенками и разделены паренхимой. Ксилема и флоэма обычно отделены отчетливым камбием из 1—2 слоев клеток.

В стебле *Epifagus americana*, согласно литературным данным (Cooke, Shively, 1904) и нашим наблюдениям, имеется развитая механическая ткань в виде отдельных тяжей волокон снаружи от проводящих пучков и внутреннего круга склеренхимы. Стебель этого вида (рис. 4, *2*) на поперечном срезе лопастной. Эпидерма представлена одним рядом узких кубических клеток с многочисленными устьицами и многоклеточными железистыми волосками. Клетки коры и центральной части сердцевины крупные, округлые.

Как считают E. Cooke и A. Shively (1904), наружная часть проводящего пучка в стебле *E. americana* образована твердыми лубяными клетками, внутренний круг склеренхимы — паренхимными клетками, прилегающими к проводящим пучкам как изнутри, так и с латеральных сторон.

Стебель *Conopholis americanum*, согласно описанию L. Wilson (1898), имеет необычное анатомическое строение, отличающее род *Conopholis* от

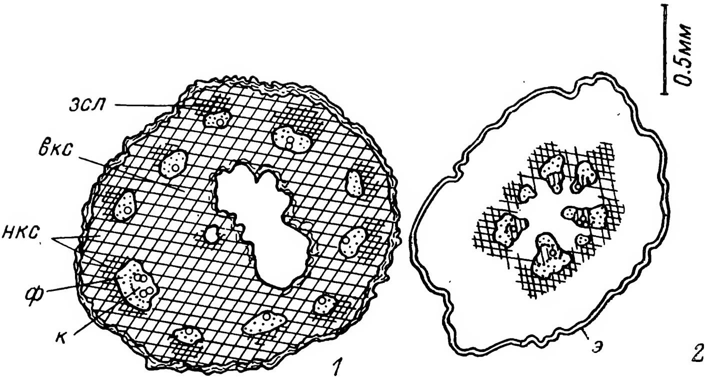


Рис. 4. Схема поперечных срезов верхней части стебля у представителей родов *Aeginetia* и *Epifagus*.

1 — *Aeginetia indica*, *2* — *Epifagus americana*. Обозначения те же, как на рис. 1—3.

всех других изученных родов семейства. В стебле имеется два круга коллатеральных проводящих пучков, обращенных друг к другу флоэмной частью. Эпидерма стебля состоит из довольно толстостенных клеток. Кора и сердцевина — однородные, представлены тонкостенными паренхимными клетками. Склеренхима примыкает к флоэме проводящих пучков.

Lathraea — род с неясным систематическим положением. В стебле *Lathraea squamaria* (рис. 5, *1*) проводящие ткани на поперечном срезе представлены узким непрерывным кольцом флоэмы, тогда как ксилема развита слабо и расположена редкими пучками. Внутренний круг склеренхимы очень узкий, его клетки со слабо утолщенными стенками.

Анатомия стебля *Lathraea clandestina* отличается от таковой *L. squamaria* и от анатомии стебля всех рассмотренных нами родов сем. *Orobanchaceae*. В стебле *L. clandestina* (рис. 5, *2а*) проводящие ткани хорошо развиты: непрерывное широкое кольцо проводящих тканей занимает примерно половину площади поперечного среза. Механическую функцию выполняет ксилема, богатая толстостенной паренхимой. Кора однородная, состоит из тонкостенных паренхимных клеток. Механические ткани у *L. clandestina* отсутствуют и в стебле, и в цветоножках (рис. 5, *2а*, *2б*).

В заключение можно сделать следующие выводы.

Полученные нами данные позволяют разделить заразиховые на две большие группы:

I. С подземными побегами и щитковидным соцветием, располагающимся на поверхности почвы (*Phacellanthus*, *Mannagettaea*, *Platypholis*, *Tienmuia*, *Gleadovia*, *Christisonia*).

II. С надземными побегами и кистевидным или колосовидным соцветием, иногда редуцированным до одного, реже до двух цветков (*Orobanche*, *Cistanche*, *Boschniakia*, *Kopsiopsis*, *Epifagus*, *Conopholis*, *Necranthus*, *Aeginetia*, *Diphelypaea*, *Xylanche*).

Результаты исследования анатомического строения стебля представителей родов *Phacellanthus*, *Mannagettaea*, *Platypholis*, *Christisonia*, *Orobanche*, *Cistanche*, *Boschniakia*, *Diphelypaea*, *Aeginetia*, *Epifagus*, *Kopsiopsis*, *Xylanche*, а также литературные данные по *Orobanche*, *Aeginetia*, *Cistanche*, *Conopholis*, *Epifagus*, *Christisonia*, *Xylanche* (Koch, 1887; Worsdell, 1895; Wilson, 1898; Smith, 1901; Cooke, Shively, 1904; Boeshore, 1920; Tate, 1925; Beck-Mannagetta, 1930; Ozenda, Capdepon, 1977, 1978) показывают, что выделенные группы заразиховых отчетливо различаются и по таким особенностям анатомического строения стебля, как отсутствие в нем механических тканей (у изученных представителей первой группы) или их наличие (у представителей второй группы) в виде одного или двух колец. Этот признак оказался тесно взаимосвязанным с характером развития и положения побегов.

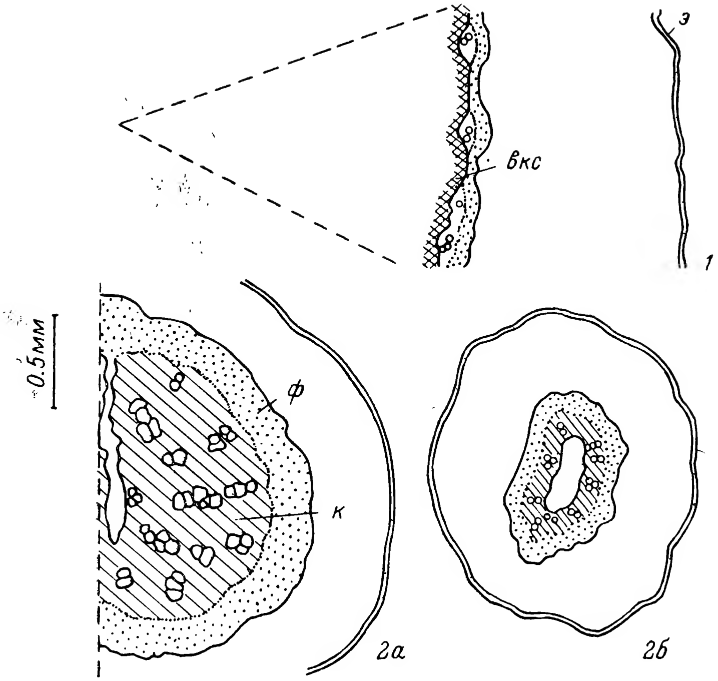


Рис. 5. Схема поперечных срезов верхней части стебля и цветоножки у представителей рода *Lathraea*.

1 — *Lathraea squamaria*; *Lathraea clandestina*: 2а — цветоножка, 2б — стебель; обозначения те же, как на рис. 1—3.

В роде *Christisonia* некоторые виды обнаруживают переходные состояния от подземного к полуподземному развитию побегов. Этот переход осуществляется разными способами: либо за счет удлинения цветоножек на подземном побеге (*Christisonia tricolor*), либо за счет удлинения и стебля, и цветоножек (*Ch. tubulosa*, *Ch. calcarata* Wight). В обоих случаях в цветоножках появляются элементы механических тканей. Надо заметить, что сходная картина наблюдается у *Lathraea clandestina* (*Scrophulariaceae* Juss.).

Как мы предполагаем, различия между двумя указанными выше группами заразиховых есть отражение одного из основных дивергентных процессов в их эволюции. Подземное и надземное развитие и положение стеблей, а также связанные с этим различия их анатомической структуры связаны со строением и положением соцветий (щитковидные, припочвенные у представителей первой группы и колосовидные и кистевидные, поднятые над землей, — у второй), равно как и сопутствующие различия в строении и окраске цветков, обусловлены, вероятно, неодинаковым видовым составом опылителей и особенностями диссеминации. В свою очередь различия в особенностях опыления и диссеминации связаны, как мы думаем, с различиями видового состава растений-хозяев у представителей обеих групп (Beck-Mannagetta, 1890, 1930; Новопокровский, Цвелев, 1958; Srinivasan, Subramanian, 1960; Бейлин, 1968; Терехин, 1966, 1973, 1979, и и др.).

Таким образом, в результате дивергентной эволюции в паразитном семействе заразиховых сложились две группы растений с разными жизненными формами, которые можно рассматривать в качестве естественных таксонов в надродовой систематике этого семейства. Резкие различия анатомического строения стебля у двух изученных видов рода *Lathraea* не дают возможности прийти к какому-нибудь определенному суждению о систематическом положении этого рода (в частности в вопросе о возможности включения *Lathraea* в семейство заразиховых). Этот вопрос может быть, вероятно, решен лишь в результате более широкого и полного (в частности эмбриологического) изучения его представителей.

Полученные нами данные по анатомическому строению побегов у представителей рода *Orobanche* обнаружили заметные различия в формировании и распределении механической ткани в стеблях у видов из секций *Trionychon* и *Osproleon*. Этот факт — еще одно свидетельство в пользу признания за этими таксонами ранга отдельных родов, что было вновь предложено недавно J. Sojak (1972).

ЛИТЕРАТУРА

Бейлин И. Г. (1968). Цветковые полупаразиты и паразиты. М., Наука. — Новопокровский И. В., Цвелев Н. Н. (1958). Семейство *Orobanchaceae*. Флора СССР, 23. М.; Л., Изд. АН СССР. — Попов М. Г. (1958). Род *Mannagettaea*. Флора СССР, 23. М.; Л., Изд. АН СССР. — Терехин Э. С. (1966). Эмбриология *Orobanchaceae*, I. *Phelypaea coccinea* (M. B.) Poir. Бот. ж., 51, 11. — Терехин Э. С. (1973). Эмбриология *Orobanchaceae*. II. К эмбриологии и экологии *Phacellanthus tubiflorus* S. et Z. Бот. ж., 58, 2. — Терехин Э. С. (1979). Эмбриология *Orobanchaceae*. III. *Mannagettae hummelii* H. Smith. Бот. ж., 64, 10. — Beck-Mannagetta G. (1890). Monographie der Gattung *Orobanche*. Cassel. — Beck-Mannagetta G. (1930). *Orobanchaceae*. In Engler's Das Pflanzenreich, 4, 96. Leipzig. — Boeshore J. (1920). The morphological continuity of *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae*. Contrib. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania, 5, 2 — Chatin G.-A. (1857). Ordre des Orobanchées. Anatomie comparée des vegetaux. Paris. — Cooke E., Shively A. F. (1904). Observations on the structure and development of *Epiphagus virginianus*. Contrib. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania, 2, 3. — Duchartre M. P. (1845). Note sur l'anatomie de l'*Orobanche eryngii* Vaugh. Ann. sci., nat. ser., 3, 4. — Gilli A. (1968). *Necranthus*: a new genus of *Orobanchaceae* from Turkey. Not. Roy. Bot. Garde Edinburg, 28, 3. — Hooker J. D. (1884). *Christinsonia*. The Flora of British India, IV. — Hovelacque M. (1888). Récherches sur l'appareil végétatif des Bignoniaceées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utricularicées. Paris — Hu H.-H. (1939). *Tienmuia*, a new genus of *Orobanchaceae* of Southaestern China. Fan memor. Inst. biol., bot. ser., 9, 1. — Juliano J. B. (1935). Anatomy and morphology of the Bunga, *Aeginetia indica* L. Phil. J. Sci., 56, 4. — Koch L. (1887). Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen mit besonderer Berucksichtigung ihrer Bezichungee zur den Kulturpflanzen. Heidelberg. — Lory C. (1847). Observations sur la respiration et la structure des Orobanches. Ann. sci., nat. ser., 3, 8. — Maximowicz C. J. (1886). Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. IV. Melang. biol. Acad. St. Petersbourg, XII. — Metcalf C. R., L. Chalk. (1950). Anatomy of the Dicotyledons, 2. Oxford. — Ozenda P., Capdepon M. (1977). Récherches sur les Phanerogames parasites. V. Sur quelques particularités anatomiques du genre *Cistanche* (Orobanchacees). Bul. Soc. bot. Françe, 124. — Ozenda P., Capdepon M. (1978). Récherches sur les Phanerogames parasites. VI. Une *Orobanchacee himalayenne* subalpine, *Xylanche himalaica* (Hook. f. et Thoms.) G. Beck. Bul. Soc. bot. Françe, 125. — Smith A. C. (1901). The structure and parasitism of *Aphyllon uniflorum* Gray. Contrib. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania, 2, 2. — Smith. H. (1933). Plantae sinensis. XXVI. *Orobanchaceae*. Medd. Göt. Bot. Trad. 8. — Sojak J. (1972). Nomenklatoricke poznamky (Phanerogamae). Casop. Narodn. Muz. (Praha) odd. Prirod., 140, 3—4. — Srinivasan A. R., Subramanian C. L. (1960). The Phanerogamous parasites. New Delhi. — Tate P. (1925). On the anatomy of *Orobanche hederae* Duby and its attachment to its host. New Phytologist, 24. — Tiagi B., Sankla H. (1963). Studies in the family *Orobanchaceae*. V. A contribution to the embryology of *Orobanche lucorum*. Bot. Mag. Tokyo, 76. — Wilson L. L. W. (1898). Observations on *Conopholis americana*. Contrib. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania, 2, 1. — Worsdell W. C. (1895). On the comparative anatomy of certain species of the genus *Christisonia*. Ann. Bot. London, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградский государственный университет.

Получено 12 III 1980.

SUMMARY

The results of anatomical investigation of shoots in 13 genera of *Orobanchaceae* and in the genus *Lathraea* (*Scrophulariaceae*) are discussed in this article. For the first time these data are published for the genera *Phacellanthus* and *Mannagettaea*. It is shown that in the stalk of some *Orobanchaceae* genera (with subterranean development of shoots and inflorescence of the corymbose type) mechanical tissues are absent. On the basis of the obtained data the possibility of dividing the family *Orobanchaceae* into two natural groups is discussed. The differences in anatomical structure of shoot in the sections *Trionychon* and *Osproleon* of the genus *Orobanche* are regarded as additional evidence for recognition of these taxa as separate genera.

УДК 581.9 (235.31)

В. Б. Куваев, А. М. Лазарев

ФЛОРА БАССЕЙНА ОЗЕРА СЕВЕРНОЕ НА ЮГО-ЗАПАДЕ ГОР ПУТОРАНА (СЕВЕР СРЕДНЕЙ СИБИРИ)

W. B. KUVAJEV, A. M. LAZAREV. FLORA OF THE NORTH LAKE BASIN IN THE SOUTH-WEST OF THE PUTORANA MTS. (THE NORTH OF MIDDLE SIBIRIA)

Конкретная флора исследованного района включает 275 видов и подвидов сосудистых растений, относящихся к 128 родам 42 семейств. Первый десяток наиболее богатых видами семейств включает *Poaceae* (34 вида), *Asteraceae* (24), *Cyperaceae* (22), *Salicaceae* (16), *Ranunculaceae* (15), *Rosaceae* (15), *Caryophyllaceae* (12), *Saxifragaceae* (11), *Ericaceae* (11), *Scrophulariaceae* (10). Обнаружено 7 таксонов, новых для Путораны, и 12, не отмеченных ранее для юга плато. Выявлены восточносибирские виды, не отмечавшиеся на юге Путораны далее на восток: видимо, они расселялись не с востока, а через долину Енисея и западные отроги Путораны. Оценка метода негативной информации на картах ареалов «Флоры Путорана» свидетельствует о некоторой возможности ее использования для прогноза нахождения видов на смежных территориях.

Плато Путорана, ранее известное ботаникам лишь по нескольким публикациям Л. В. Шумиловой (1939, 1964, и др.), менее чем за десятилетие превратилось в одну из наиболее изученных в ботаническом отношении областей советского Севера. Основные итоги его изучения подведены в коллективном труде «Флора Путорана» (1976). Наше внимание сосредоточивалось на исследовании юга Путораны (Куваев, 1980, и др.). Несмотря на относительное обилие «гнездовых» маршрутов от озер Путораны (куда исследователей доставляли гидросамолеты), территория не может считаться полностью изученной. В 1977 г. с 20 VII по 5 VIII нами были исследованы, видимо, не посещавшийся ботаниками бассейн оз. Северное и берущая из него начало р. Северная на протяжении до 20—21 км от истока (уровень озера около 200 м над ур. м.; см. рисунок).

Основой работы являются сборы сосудистых растений в количестве 625 листов, хранящихся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE, 181 лист), Московского государственного университета (MW, 371) и Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных растений (VILR, 73). Определения были проверены А. Е. Бобровым (сосудистые споровые), Н. Н. Цвелевым (злаки, шикшевые), Т. В. Егоровой (осоковые, ситниковые), А. К. Скворцовым (ивовые, березовые), номенклатурные изменения — С. К. Черепановым. Пользуясь случаем, приносим им, а также В. Г. Линнику, И. С. Каверзину и другим работникам Игарской базы гидроавиации сердечную благодарность.

В целях сравнения мы присваиваем в списке самостоятельный номер внутривидовым таксонам, если они соответствуют видам, принятым во «Флоре СССР» (1934—1964). Таксоны, приводимые впервые для Путораны, выделены жирным шрифтом, приводимые впервые для юга Путораны — разрядкой. Для более или менее массовых видов даются обобщенные аннотации и диапазоны высот в метрах над уровнем моря; для видов, относительно редких, цитируется сокращенный текст этикетки с указа-

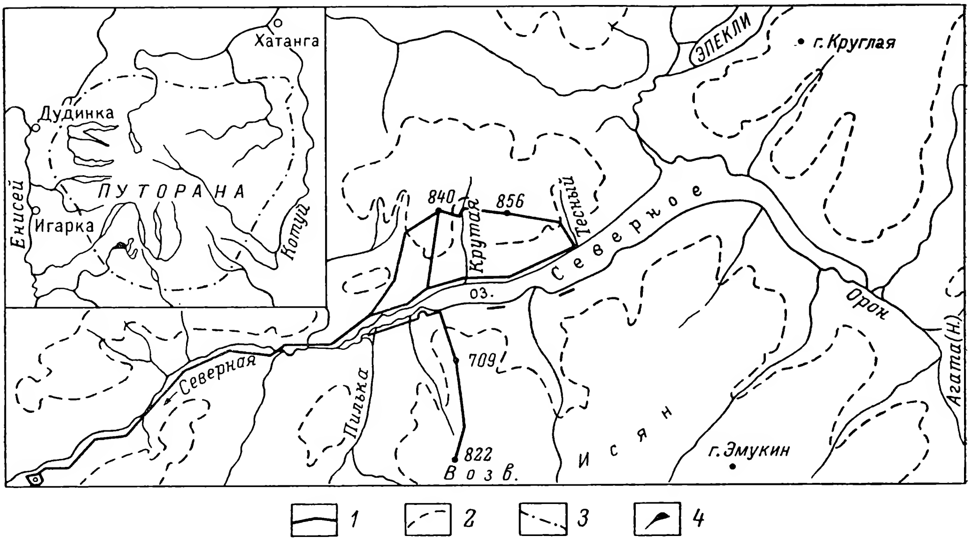


Схема маршрутов в бассейне оз. Северного и по р. Северной.

На врезке — местоположение оз. Северного в горах Путорана.
1 — маршруты, *2* — горизонтали, *3* — граница гор Путорана, *4* — оз. Северное.

нием конкретной высоты нахождения. Ввиду сжатости срока коллектирования даты сборов не указываются.

1. *Dryopteris fragrans* (L.) Schott. Зарастающие базальтовые россыпи, чаще в лесном поясе. 315 м.

2. *D. robertiana* (Hoffm.) C. Chr. (incl. *D. continentalis* (V. Petrov) Fomin). Ущелья в поясе подгольцовых ольховников (ручей Тесный). 700 м.

3. *D. heterospora* (Wagner) Kuv. comb. nov. (*Gymnocarpium heterosporum* Wagner 1966, Rhodora, 68 : 132, по: Sarvela, 1978). Под ольховником в лесном поясе, у промоины (южный берег озера). 350 м.

4. *Cystopteris montana* (Lam.) Desv. Ущелья в таежном подпоясе (ручей Тесный). 405 м.

5. *Athyrium crenatum* (Sommerf.) Rupr. (*Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata). Там же, где 3.

6. *Cryptogramma stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl. Зарастающие скалы в подгольцовом поясе (ольховники, ручей Тесный). 700 м.

7. *Equisetum arvense* L. Реже, чем в других районах юга Путораны, в тундровом поясе. 842 м.

8. *E. fluviatile* L. Редко. Илистое днище озерка по левому берегу р. Северной в 20 км ниже истока. 203 м.

9. *E. pratense* Ehrh. Не часто. Разнотравный березняк у верхнего предела древесной растительности по склону ущелья речки Крутой. 528 м.

10. *E. scirpoides* Michx. Рассеянно от подпояса горной тайги до горных тундр. 505, 842 м.

11 *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. ssp. *selago*. В елово-лиственничной тайге. 350—500 м.

12. *H. selago* ssp. *arctica* (Tolm.) A. et D. Löve. Подгольцовые ольховники; суховатые тундры, особенно на платообразных вершинах и гребнях. 700—780 м.

13. *Lycopodium alpinum* L. Прямоствольные березняки с кустарничками у верхнего предела древесной растительности. 450—505 м.

14. *L. annotinum* L. Там же, где 13. 595 м.

15. *L. complanatum* L. ssp. *chamaecyparissus* (A. Br.) C. Hartm. В отличие от других районов на оз. Северном — почти исключительно в лесном поясе. 300—480 м.

16. *Selaginella selaginoides* (L.) Link. Прибрежные влажные низкотравные луговины по р. Северной близ истока. 205 м.

17. *Picea obovata* Ledeb. Пояс тайги с участием ели на оз. Северном часто начинается прямо от уровня озера.

18. *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. На оз. Северном лиственница Гмелина (л. даурская) уступает по обилию л. сибирской. От 200 м.

19. *L. sibirica* Ledeb. var. *polaris* Dyl. Чаще, чем л. Гмелина; обычно выше ее на профиле. 200—700 м.

20. *L.×czekanowskii* Szaf. Гибридогенный вид (Куваев, 1971; Бобров, 1978); как и в других районах Путораны, у верхнего предела древесной растительности. 565—680 м.

L. gmelinii×L. sibirica. Гибриды с преобладанием признаков л. Гмелина наблюдаются реже таковых с признаками л. сибирской. 505 м.

L. sibirica×L. gmelinii. Гибрид, столь же обычный, как и л. сибирская; видимо, распространен на профиле шире ее. 200—700 м.

21. ***Pinus sibirica* Du Tour.** Новинка для флоры Путораны. Собран 25 июля В. А. Шелковым (Томск) на правом берегу р. Северной в 5 км ниже левого притока — речки Ербобуцкан. Образует лес с мохово-сфагново-ерниковым покровом и участием ревеня компактного на надпойменной террасе.

22. *Sparganium hyperboreum* Laest. Илистое днище озерка по левому берегу р. Северной в 20 км ниже истока. 203 м.

23. *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve. Не часто. Разнотравные березняки у верхнего предела леса. 530 м.

24. *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. Суховатые тундры на плато.

25. *H. odorata* (L.) Beauv. Песчаные пабереги у истока р. Северной близ избы рыбаков. 203 м.

26. *Alopecurus pratensis* L. s. str. Во «Флоре Путорана» указан только для Талнаха. Собран на луговине между пойменным озером и левым берегом р. Северной в 20 км ниже истока. 200 м.

27. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. Пятнистые сырые тундры на возвышенности Исян. 720 м.

28. *Agrostis clavata* Trin. Редко. Песчано-валунный аллювий по правому берегу р. Северной в 3 км ниже истока. 202 м.

29. *A. trinii* Turcz. Там же, где 26. Крайний форпост вида на северо-западе ареала. 203 м.

30. *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. Надпойменная терраса у истока р. Северной, в осветленном березовом низколесье. 215 м.

31. *C. lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm. ssp. *lapponica.* Весь профиль, изредка. 300 м.

32. *C. lapponica* ssp. *sibirica* (V. Petrov) Tzvel. Пояс древесной растительности (берега, березняки и т. п.). 200—595 м.

33. *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. ssp. *groenlandica* (Schrank) Matuszk. Как и в других районах юга Путораны, изредка по берегам. 205 м.

34. *C. neglecta* ssp. *micrantha* (Kearney) Tzvel. (*C. jacutensis* V. Petrov). Илистые берега озерка по левому берегу р. Северной в 20 км от истока. Отмечен также для оз. Агата Верхнее. 205 м.

35. *C. purpurea* (Trin.) Trin. var. *gracilis* (Litv.) Tzvel. Песчаный аллювий по южному берегу оз. Северного около 5 км выше истока р. Северной. 202 м.

36. *Deschampsia glauca* C. Hartm. Хорошо увлажняемые обитания — подгольцовые тальники, участки у снежников в тундровом поясе и др. 630—810 м.

37. *D. sukatschewii* (Popl.) Roshev. Редко. Собран в подгольцовом ольховнике. 602 м.

38. *Trisetum agrostideum* (Laest.) Fries. Подгольцовые ольховники, аллювии озерных и речных берегов. 203—600 м.

39. *T. spicatum* (L.) K. Richt. Валунные и песчаные берега. 203—500 м.

40. *Poa alpina* L. Там же, где 39.

41. *P. glauca* Vahl. Скалы в подгольцовом ольховнике по ручью Тесному. 700 м.

42. *P. nemoralis* L. s. l. Приближается к ssp. *tanfiljewii* (Roshev.) Kuv. comb. nov. (*P. tanfiljewii* Roshev. 1934, Фл. СССР, 2 : 413). Сравнительно недавно обнаружен в Путоране. Собран в разнотравном березово-лиственничном лесу. 563 м.

43. *P. palustris* L. Чаще предыдущего. Собран на галечно-песчаном берегу р. Северной у ее истока близ избы рыбаков. 203 м.

44. *P. paucispicula* Scribn. et Merr. У снежника под обрывом плато высоты 709. 630 м.

45. *P. pratensis* L. ssp. *pratensis*. Не часто. Подпояс горной тайги. 300 м.

46. *P. pratensis* ssp. *alpigena* (Blytt) Hiit. Песчаные берега. 200 м.

47. *P. sergievskaiae* Probat. Подпояс лиственничной тайги с елью. Крайний северо-западный форпост, сильно удаленный от основного ареала вида. 205 м.

48. ***P. urssulensis* Trin.** Отличается от *P. nemoralis* и *P. palustris* шероховатыми под узлами стеблями и влагалищами листьев; верхний узел ниже середины стебля. Низшие обследованные уровни (речные берега и т. п.). 205—500 м.

49. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. Редко. Там же, где 8.

50. *Festuca altaica* Trin. Реже, чем в прочих районах юга Путораны. Подпояс горной тайги. 300 м.

51. *F. ovina* L. ssp. *elata* (Drob.) Tzvel. (*F. supina* auct. non Schur). Так же реже, чем в других районах. Берега речек. 202—500 м.

52. *F. ovina* ssp. *ovina*. Ягельное еловое редколесье по северному берегу озера в 3 км от истока р. Северной. 207 м.

53. *F. rubra* L. Песчаные и песчано-галечные аллювии по речным и озерным берегам. 200—205 м.

54. *Agropyron boreale* (Turcz.) Drob. Там же, где 28.

55. *A. jacutense* Drob. var. *glabrescens* Drob. Там же, где 35.

56. *A. mutabile* Drob. Наиболее обычный пырей в бассейне оз. Северного. Предпочитает валунные речные берега. 205 м.

57. *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe. Там же, где 26. Реже, чем в других районах.

58. *E. vaginatum* L. Плато между высотами 709 и 822, сырая тундра. 750 м.

59. *Carex acuta* L. Низкие пойменные луга по левому берегу р. Северной (1 VIII, дельта ручья в 7 км от истока реки, около 200 м, и др.).

60. *C. aquatilis* Wahlenb. Илистые сырые луга на озерных перемычках по р. Северной в 20—21 км ниже истока. 200—205 м.

61. *C. aterrima* Hoppe. Альпийская растительность с ивой шерстистой по ручейку на высоте 856. 700 м.

62. *C. bigelowii* Torr. ex Schwein. ssp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Löve. Обычно алекториевые тундры, участки у снежников. 630—822 м.

63. *C. cinerea* Poll. (*C. canescens* auct.). Редко. Пойменный ельник с березой по левому берегу р. Северной около 21 км ниже истока. 200 м.

64. *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth. Валунные аллювии по крутым речкам. 202—500 м.

65. *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. Пятнистые тундры на высоте 709.

66. *C. glacialis* Mackenz. Ольховник на платообразной вершине высоты 709.

67. *C. globularis* L. Сырой левый берег р. Северной между истоком и ручьем Пилька. 203 м.

68. *C. loliacea* L. Промоины и наносы в дельтах ручьев, впадающих в р. Северную. 200—210 м.

69. *C. media* R. Br. (*C. angarae* Steud.). Грубые аллювии по крутым речкам. 200—500 м.

70. *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv. Кассиопейные, лишайниково-кустарничковые, реже ивняковые тундры на плато. 700—860 м.

71. *C. misandra* R. Br. В нашем районе этот тундровый вид отмечен в подгольцовых ольховниках. 600 м.

72. *C. mollissima* Christ ex Scheutz. Описан со среднего Енисея. Временные ручейки в подпоясе горной тайги. 205—250 м.

73. *C. redowskiana* C. A. Mey. Изредка весь профиль, чаще в тундрах. 840 м.

74. *C. sabynensis* Less. ex Kunth. Пояс древесной растительности. 300 м.

75. *C. procerula* V. Krecz. (*C. pulla* Good. var. *laxa* Trautv., *C. saxatilis* L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela). Эта осока, впервые отмеченная Э. Р. Траутфеттером в ранге разновидности (1877, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 1 : 130), была, по-видимому, правильно повышена В. И. Кречетовичем в ранге до вида (1935, Фл. СССР, 3 : 499, 622), хотя он не отметил наиболее яркого отличия от *C. saxatilis* — гораздо более широких плоских листьев (которые у *C. saxatilis* значительно уже и почти всегда свернуты). Видовой эпитет «laxa» занят другим видом (*C. laxa* Wahlenb. 1803, Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 24 : 156). На юге Путораны — по сыроватым тальникам в тундровом поясе. 817 м.

76. *C. vaginata* Tausch ssp. *vaginata*. Там же, где 72. 250 м.

77. *C. vaginata* ssp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch. Кассиопейные, ивняковые и прочие тундры. 800—840 м.

78. *C. juncella* (Fries) Th. Fries (*C. wiluica* Meinsh.). Осоковые пабереги по р. Северной и низовьям ее притоков. 200—215 м.

79. *Juncus castaneus* Smith. В прочих районах — чаще растение лесного пояса; на оз. Северном — по пятнам мелкозема в пятнистой тундре. 705 м.

80. *J. longirostris* Kuv. Крайняя западная точка ареала вида. Пятнистые и ивняковые тундры, единично. 797 м.

81. *J. triglumis* L. В прочих частях Путораны — растение тундр и приозерий; на оз. Северном собрано только в приозерном редколесье на пятнах мелкозема. 206 м.

82. *Luzula nivalis* (Laest.) Spreng. Кассиопейная тундра на высоте 842. 805 м.

83. *L. confusa* Lindeb. Алекториевые и подобные сухие тундры, подгольцовые ольховники. 840 м.

84. *L. multiflora* (Retz.) Lej. ssp. *frigida* (Buchenau) V. Krecz. Там же, где 67. 205 м.

85. *L. parviflora* (Ehrh.) Desv. Валунно-песчаный аллювий по ручью Тесному. 202—500 м.

86. *L. tundricola* Gorodk. Очень редко. Поляна в подгольцовом ольховнике на северном склоне высоты 709. Ранее приводился в Путоране только для Някшингды и Сигового. 602 м.

87. *Tofieldia coccinea* Richards. Пятнистые тундры, пятна в подгольцовых ольховниках. 705 м.

88. *T. pusilla* (Michx.) Pers. Редко. От приозерной тайги до пятнистых тундр. 295—695 м.

89. *Veratrum lobelianum* Bernh. var. *misae* Širj. Реже, чем в других районах Путораны. Прямоствольные березняки и т. п. 540 м.

90. *Allium schoenoprasum* L. Берега озера и р. Северная. 203 м.

91. *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. Редко. Подгольцовые ольховники, иногда тундры. 602 м.

92. *Salix dasyclados* Wimm. Устья ручьев по северному берегу озера. 201 м.

93. *S. fumosa* Turcz. Ивняковые и подобные сыроватые тундры. 840 м.

94. *S. glauca* L. Преимущественно подпояс елово-лиственничной тайги. 205—210 м.

S. glauca×*S. reptans* Rupr. Кассиопейная тундра на плато высоты 856.

95. *S. hastata* L. Почти высотный убиквист. 205—704 м.

96. *S. jenisseensis* Flod. Берега речек, впадающих в оз. Северное. 202—500 м.

97. *S. lanata* L. Более обилен в верхней половине профиля. Образует тальники в подгольцовом и смежной части тундрового пояса. 595—856 м.

98. *S. lapponum* L. Редко. Южный берег озера в 1.5 км выше истока р. Северной. 201 м.

99. *S. phylicifolia* L. s. l. Высотный убиквист; чаще в приозерьях. 200—797 м. Отмечены гибриды с *S. glauca* L. 505 м; *S. saposhnikovii* A. Skvorts. 207 м; *S. viminalis* L. 200 м; *S. xerophila* Flod. 595 м.

100. *S. polaris* Wahlenb. Кассиопейные и подобные тундры, подгольцовые тальники. 805—856 м.

101. *S. pyrolifolia* L. Редко. Тальники по левому берегу р. Северной около 21 км ниже истока. <200 м.

102. *S. recurvigemmis* A. Skvorts. Образует ивняковые тундры. 840 м.

103. *S. reticulata* L. Тундровые и подгольцовые тальники; по руслам заходит в нижележащие пояса. 615—807 м.

104. *S. saposhnikovii* A. Skvorts. На оз. Северном строго приурочен к подпоясу елово-лиственничной тайги. 295—500 м.

105. *S. viminalis* L. Там же, где 101. <200 м.

106. *S. xerophila* Flod. В Путоране редок (Куваев и др., 1971). Березовое низколесье близ избы рыбаков у истока р. Северной. 205 м.

107. *Populus tremula* L. Приведен для западных предгорий Путораны (Куваев, 1974, 1980) и во «Флоре Путорана» для оз. Кутарамакан. По сообщению местных рыбаков, растет на водоразделе озер Эндэ и Дюпкун Курейский около 15 км от последнего, т. е. сравнительно близко от оз. Северного. 500—600 м?

108. *Betula pubescens* Ehrh. s. l. (*B. krylovii* G. Kryl.). Редко. Пойменный ельник по левому берегу р. Северной около 21 км от истока. <200 м.

B. pubescens×*B. pendula* Roth. Подпояс елово-лиственничной тайги, южные склоны. 280—405 м.

109. *B. evenkiensis* Polozh. Крайнее западное нахождение. Приозерья и р. Северная. 205—215 м.

110. *B. humilis* Schrank. Ранее вид приводился только для востока Путораны (Куваев, 1974; «Флора Путорана», 1976). Обнаружены заросли у устья ручья Тесного в 15 км восточнее истока р. Северной и безымянного ручья в 0.3 км ниже ее истока.

111. *B. jacutica* V. Vassil. Низкорослые деревца, отмечавшиеся ранее для Някшингды (Куваев, 1980). Обнаружены у истока р. Северной на правом берегу. 215 м.

112. *B. middendorffii* Trautv. et Mey. (veg.). Елово-лиственничная тайга по северному склону высоты 709 над южным берегом озера. Крайний западный форпост вида. 398 м.

113. *B. nana* L. ssp. *nana*. Преимущественно горные тундры и приозерья. 805 м.

114. *B. nana* ssp. *exilis* (Sukacz.) Hult. Подгольцовые тальники, реже тундры. 807 м.

115. *B. rotundifolia* Spach. Елово-лиственничное приозерное редколесье по северному склону. 206 м.

116. *B. tortuosa* Ledeb. s. l.[1] Пояс древесной растительности; у его верхнего предела может образовывать криволесья. 220—605 м.

---

[1] Н. И. Орлова (1978) на материалах с европейского и западносибирского Севера выделяет *B. czerepanovii* Orlova; не исключена принадлежность к этому новому виду и приводимой березы из Путораны.

117. *Alnus fruticosa* Rupr. Образует пояс подгольцовых ольховников и подлесок в таежных понижениях. 700 м.

118. *Rumex acetosa* L. ssp. *acetosa*. Лесной пояс: валунные аллювии по речкам, реже березняки. Во «Флоре Путорана» не приводится. 450—528 м.

119. *R. acetosa* ssp. *lapponica* Hiit. В отличие от указаний «Флоры Путорана» отмечался преимущественно в тундрах, особенно с ивами. 805—810 м.

120. *R. aquaticus* L. ssp. *protractus* (Rech. fil.) Rech. fil. Илистые берега озерка по левому берегу р. Северной около 20 км от истока. 203 м.

121. *R. arcticus* Trautv. Там же, где 119. 797 м.

122. *Rheum compactum* L. Лес с преобладанием кедра сибирского на правом берегу р. Северной в 5 км ниже речки Ербобуцкан.

123. *Oxyria digyna* (L.) Hill. Тальники на границе тундрового и подгольцового поясов. 807 м.

124. *Polygonum bistorta* L. ssp. *bistorta*. Верхний предел древесной растительности. 597 м.

125. *P. bistorta* ssp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky. Редко: восточный подвид. Лишайниково-кассиопейная тундра на плато высоты 856.

126. *P. viviparum* L. Сыроватые прибрежные луговины. 205 м.

127. *Claytonia joanneana* Roem. et Schult. Сыроватые тундры — ивняковые и пр. 797 м.

128. *Stellaria longipes* Goldie s. l. Изредка по всему профилю. Приближается к высотным убиквистам. 500 м.

129. *Cerastium jenisejense* Hult. Аллювии по берегам речек. 200—500 м.

C. jenisejense×*C. regelii*. Тундра. 797 м.

130. *C. regelii* Ostenf. ssp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm. Там же, где 129. 450—460 м.

131. *Minuartia arctica* (Stev. ex Ser.) Graebn. Подгольцовые ольховники, тундры. 700 м.

132. *M. biflora* (L.) Schinz et Thell. Левый берег р. Северной от истока до ручья Пилька. 205 м.

133. *M. verna* (L.) Hiern ssp. *glacialis* (Fenzl) Kuv. comb. nov. (*Alsine verna* (L.) Wahlenb. var. *glacialis* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1 : 350; *M. rubella* (Wahlenb.) Hiern). Валунно-песчаный аллювий по ручью Тесному в 15 км восточнее истока р. Северной. 200—500 м.

134. *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl. Подпояс горной тайги, чаще у русел. 430 м.

135. *Silene chamarensis* Turcz. ssp. *paucifolia* (Ledeb.) Kuv. comb. nov. (*S. paucifolia* Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 304). Сухие тундры, щебнистые откосы с ксерофилизованной растительностью. 705—720 м.

136. *S. repens* Patrin ssp. *purpurata* (Greene) Hitch. et Maguire. Берега озера, галечники.

137. *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozh. Там же, где 133. 202—500 м.

138. *G. tenella* (Tolm.) Kuv. comb. nov. (*Melandrium affine* (J. Vahl ex Fries) J. Vahl ssp. *tenellum* Tolm.) 1932, Тр. Бот. муз. АН СССР, 24 : 258; *Gastrolychnis angustiflora* Rupr. ssp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozh., *Melandrium tenellum* (Tolm.) Tolm.). Очень рассеянно. Тундровый пояс и нижняя часть лесного. 200—840 м.

139. *Dianthus repens* Willd. Там же, где 136. 200 м.

140. *Caltha serotina* Tolm. Валунно-галечные берега оз. Северного у устий впадающих ручьев (Тесный и др.). 201 м.

141. *Trollius asiaticus* L.×*T. sibiricus* Schipcz. У верхней черты древесной растительности и в ивняковых тундрах. 797 м.

142. *T. sibiricus* Schipcz.×*T. asiaticus* L. Берега озера и р. Северной. 203—210 м.

143. *Delphinium elatum* L. Там же, где 142. 203 м.

Var. *hispidulum* DC. Там же, где 142. 200 м.

144. *Aconitum septentrionale* Koelle. Р. Северная.

145. *Atragene sibirica* L. Берега и подпояс горной тайги. 200—350 м.

146. *Ranunculus glabriusculus* Rupr. Берега р. Северной. <200 м.

147. *R. gmelinii* DC. Редко. Илистые мочажины с осоками по левому берегу р. Северной около 17 км от истока. <200 м.

148. *R. lapponicus* L. Илистое понижение у выворотня в таежном подпоясе. 250 м.

149. *R. monophyllus* Ovcz. Левый берег р. Северной около 1 км от истока, сыроватая луговина у кустарников. 205 м.

150. *R. nivalis* L. Подгольцовые кустарники. 602 м.

151. ***R. propinquus* C. A. Mey.** Галечно-валунный аллювий по речке Крутой. 450—460 м.

152. *R. repens* L. var. *tenuis* Pohle et Tolm. 1971, Аркт. фл. СССР, 6 : 225. Илистое дно пересохшего озерка в тайге над южным берегом оз. Северного. 250 м.

153. *R. sulphureus* C. J. Phipps. Разреженные тундры на плато и берега. 590—830 м.

154. *Thalictrum alpinum* L. Встречается необычно низко (лиственничная тайга с елью и т. п.). 300 м.

155. *T. minus* L. Верхний предел древесной растительности (березовые криволесья и пр.).

156. *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh. ssp. *orientale* Tolm. Суховатые тундры на плато. По узким цельнокрайным долькам листьев и малым размерам цветков напоминает чукотский *P. minutiflorum* Tolm. 752 м.

157. *Barbarea orthoceras* Ledeb. var. *kolymensis* N. Busch. Левый берег р. Северной между истоком и устьем ручья Пилька. 203—205 м.

158. *Cardamine bellidifolia* L. Подгольцовые ольховники и горные тундры. 602 м.

159. *C. dentata* Schult. Пойменный луг из осоки острой в дельте ручья по левому берегу р. Северной в 7 км от истока. 200 м.

160. *C. macrophylla* Willd. Преимущественно подпояс горной тайги. 360 м.

161. *C. pratensis* L. ssp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz. Илистые сырые берега р. Северной от истока до 20 км вниз по течению. 200—205 м.

162. *Arabis alpina* L. Валунные берега крутых ручьев, впадающих в оз. Северное с севера. 285—460 м.

163. *Draba daurica* DC. (*D. hirta* auct. vix L.). Базальтовая россыпь на границе подгольцового и тундрового поясов по северному берегу. 740 м.

164. *Parrya nudicaulis* (L.) Regel. Достаточно увлажненные тундры под уступами плато. 830—840 м.

165. *Saxifraga aestivalis* Fisch. et Mey. (*S. punctata* sensu Losinsk. non L.). Мелкие ручейки в подпоясе горной тайги. 432 м.

S. aestivalis×*S. nelsoniana*. Галечно-валунный аллювий по речке Крутой в лесном поясе. 450—460 м.

166. *S. bronchialis* L. ssp. *bronchialis*. Валунно-песчаный аллювий по ручью Тесный. 200—500 м. Наш сбор несколько уклоняется к более обычной здесь *S. bronchialis* spp. *spinulosa*.

167. *S. bronchialis* ssp. *spinulosa* (Adam) Hult. Пятнистые алекториевые и другие суховатые тундры. 720 м.

168. *S. cernua* L. Валунные наносы по крутым ручьям. 450—615 м.

169. *S. nelsoniana* D. Don. Пятнистые и другие тундры. 790 м.

170. *S. tenuis* Smith. У снежников в тундровом поясе; по руслам заходит в лесной пояс. 590—630 м.

171. *Chrysosplenium alternifolium* L. Берег ручья Тесный (единственная находка). 300 м.

172. *Parnassia palustris* L. f. *tenuis* (Wahlenb.) Nekr. Озерко по левому берегу р. Северной около 20 км ниже истока. 205 м.

173. *Ribes acidum* Turcz. Прибрежный лиственничник по северному берегу озера около 15 км от истока р. Северной. 205 м.

174. *R. pauciflorum* Turcz. ex Pojark. У избы рыбаков в истоке р. Северной. 203 м.

175. *R. triste* Pall. Подпояс горной тайги (под базальтовыми уступами, у русел и т. п.). 200—390 м.

176. *Spiraea media* Franz Schmidt. Не часто. Берега озера и р. Северной. 200 м.

177. *Sorbus aucuparia* L. ssp. *sibirica* (Hedl.) Kryl. Не часто. Подпояс горной тайги с елью. 403 м.

178. *Rubus arcticus* L. Обычно. Пояс древесной растительности. 540 м.

179. *R. chamaemorus* L. Приозерные лиственничники, на подушках сфагнов. 207 м.

180. *R. humulifolius* C. A. Mey. Приозерная лиственничная тайга с ольховником. 208 м.

181. *R. sachalinensis* Lévl. Базальтовые уступы в горной тайге. 390 м.

182. *Comarum palustre* L. Илистое озерко по левому берегу р. Северной в 20 км от истока. 203 м.

183. *Potentilla fruticosa* L. (*Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz). Берега озера и р. Северной. 203—205 м.

184. *P. gelida* C. A. Mey. Ивняковые и другие тундры. 705—797 м.

185. *P. nivea* L. Щебнистый откос с ксерофилизованной растительностью. 705 м.

186. *Novosieversia glacialis* (Adam) F. Bolle. Щебнистые, кассиопейные и подобные тундры. 795 м.

187. *Dryas octopetala* L. Различные тундры на плато. 840 м.

D. octopetala×*D. punctata* Juz. Подгольцовый ольховник. 700 м.

188. *Sanguisorba officinalis* L. Песчано-галечный аллювий по северному берегу около 0.5 км восточнее избы рыбаков. 202 м.

189. *S. polygama* Nyl. Там же, где 188.

190. *Rosa acicularis* Lindl. Подпояс тайги с елью. Опушки, прогалины. 245 м.

191. *Astragalus alpinus* L. ssp. *arcticus* (Bunge) Lindm. Песчано-галечный аллювий по северному берегу в 0.3—0.5 км восточнее истока р. Северной. 202 м.

192. *A. alpinus* ssp. *borealis* Ju. Kozhevn. 1980, Бот. ж. 65, 5 : 694. Валунно-галечный аллювий по северному берегу около 15 км восточнее истока р. Северной. 201 м. Описан с р. Рыбной в Путоране (Кожевников, Андреева, 1980).

193. *A. tugarinovii* Basil. Там же, где 191.

194. *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz et Thell. ssp. *arcticum* (B. Fedtsch.) P. W. Ball. Там же, где 191.

195. *Geranium albiflorum* Ledeb. Прямоствольные березняки и березовые криволесья. 580—605 м.

F. *lilacinum* Kryl. Тундровый пояс у границы с подгольцовым. 790 м.

G. albiflorum×*G. bifolium* Patrin. Берега р. Северной; подпояс елово-лиственничной тайги. 203—205, 403 м.

196. *Empetrum hermaphroditum* Hagerup×*E. subholarcticum*. Березняки, подгольцовые ольховники и подобные сообщества у предела древесных. 505—700 м.

197. *E. subholarcticum* V. Vassil. Приозерья. 203—207 м.

198. *Viola biflora* L. Прибрежные сообщества по р. Северной. 203—205 м.

199. *V. selkirkii* Pursh ex Goldie. Единственное нахождение — у промоины ручейка под густым ольховником в подпоясе горной тайги над южным берегом озера. 350 м.

200. *V. uniflora* L. На месте снежника в тундровом поясе. 780 м.

201. *Chamerion angustifolium* (L.) Holub. Береговые и подобные сообщества. Реже, чем на Някшингде. 205 м.

202. *Ch. latifolium* (L.) Holub. Песчано-валунные аллювии по берегам. 202 м.

203. *Epiloboium davuricum* Fisch. ex Hornem. Ольховниковый распадок с ручейком в 2.5 км ниже истока р. Северной. 205 м.

204. *Hippuris vulgaris* L. Редко. Там же, где 182.

205. *Pleurospermum uralense* Hoffm. У русла в низовьях ручья по правому берегу р. Северной около 0.5 км ниже истока. 202—215 м.

206. *Pachypleurum alpinum* Ledeb. Горные тундры. 525—805 м.

Var. *schischkinii* (Serg.) Malysch. Разнотравный березняк в ущелье речки Крутой по северному берегу озера. 528 м.

207. *Angelica archangelica* L. ssp. *decurrens* (Ledeb.) Kuv. comb. nov. (*Archangelica decurrens* Ledeb. 1829, Fl. Alt. 1 : 316). Песчано-галечный аллювий по северному берегу около 0.5 км от истока р. Северной. 202 м.

208. *Peucedanum salinum* Pall. Опушка приречного лиственничника по правому берегу р. Северной в 6—7 км от истока. 203 м.

209. *Pyrola grandiflora* Radius. Гипново-ольховниковый лиственничник по ручью Тесный. 500 м.

210. *P. incarnata* (DC.) Freyn. Пояс древесной растительности. 500—580 м.

211. ***P. media* Sw.** Березняк в ущелье речки Крутой. В Путоране отмечен впервые. 528 м.

212. *Orthilia obtusata* (Turcz.) Jurtz. Лиственнично-еловая тайга в ущелье ручья Тесный. 405 м.

213. *Moneses uniflora* (L.) A. Gray. Всюду очень рассеянно. Пояс древесной растительности от елово-лиственничной тайги до березовых криволесий. На юге Путораны нами отмечен впервые. 400—600 м.

214. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don. Обычно. Образует кассиопейные тундры. 790 м.

215. *Ledum palustre* L. ssp. *palustre*. Обычен в лесном поясе. 207 м.

216. *L. palustre* ssp. *decumbens* (Ait.) Hult. Тундры на плато. 840 м.

217. *Rhododendron aureum* Georgi. Во «Флоре Путорана» приводится только для Някшингды. Фактически более обычен на оз. Агата; на оз. Северном чаще в подгольцовом поясе. 790 м.

218. *Andromeda polifolia* L. var. *pusilla* Pall. Суховатые тундры и верхняя часть подгольцового пояса. Типовая разновидность не обнаружена. 752 м.

219. *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. Приозерная тайга. 202—215 м.

220. *Arctous alpina* (L.) Niedz. Собран в ягельном березняке с лиственницей. 505 м.

221. *A. erythrocarpa* Small. Осветленное березовое мелколесье у истока р. Северной близ избы рыбаков. 215 м. Образец уклоняется к *A. alpina*.

222. *Vaccinium myrtillus* L. Прямоствольные березняки, березовые криволесья и т. п. 410 м.

223. *V. uliginosum* L. Лесной пояс, особенно в приозерьях. 207 м.

Var. *microphyllum* Lange. Алекториевые сухие тундры на плато. 842 м.

224. *V. vitis-idaea* L. Лесной пояс от уровня озера (горнотаежные и прочие сообщества).

Var. *minus* Lodd. Там же, где 223 (var. *microphyllum*). 842 м.

225. *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. Подушки сфагнов в еловолиственничной и подобной приозерной тайге. 287—300 м.

226. *Trientalis europaea* L. Лесной пояс (прямоствольные березняки и пр.). 506 м.

227. *Gentiana algida* Pall. Сыроватые тундры на плато. 700 м.

228. *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge. Сообще-

ства со мхами в тундровом поясе. На юге Путораны отмечен нами впервые. 795—817 м.

229. *Myosotis asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg. Песчано-галечные берега озера, реже в тундровом поясе. 202 м.

230. *M. palustris* (L.) L. var. *retrohirsuta* Litv. Сырые участки в лиственничной-еловой тайге (у ручейков и т. п.). 432 м.

Var. *strigulosa* (Reichenb.) Mert. et Koch. Луговина на перемычке пойменного озера по левому берегу р. Северной около 21 км ниже истока. <200 м.

231. *Thymus reverdattoanus* Serg. Берега озера, на гальке. 205 м.

232. *T. reverdattoanus* var. *evenkiensis* (Bycz.) Kuv. comb. nov. (*T. evenkiensis* Bycz. 1956, Сист. зам. Герб. Томск. унив. 79—80 : 9). Там же, где 231; видимо, несколько чаще. 202—205 м.

233. *T. extremus* Klok. Подгольцовые ольховники; видимо, заходит в тундровый пояс. Наш сбор уклоняется к *T. reverdattoanus.*

234. *Dracocephalum nutans* L. ssp. *subarcticum* Kuv. 1975, Бот. ж., 60, 4 : 507. Подгольцовые кустарники; по ручьям спускается почти до озера. 287—700 м. Образец, уклоняющийся к ssp. *nutans*: песчано-каменистый аллювий по ручью, впадающему в р. Северную в 0.3—0.5 км ниже истока, в подпоясе березовых криволесий. 600 м.

235. *Castilleja hyparctica* Rebr. У русел, по суховатым опушкам приречных сообществ и пр. 200—550 м.

236. ***Euphrasia frigida* Pugsl.** Прибрежные сообщества по р. Северной, на участках с редкой растительностью. Ранее на Путоране отмечался близкий вид — *E. subpolaris* Juz. («Флора Путорана»). 200—205 м.

237. *Veronica longifolia* L. ssp. *longifolia.* Ранее типовой подвид в Путоране нами не отмечался. Собран по правому берегу р. Северной у истока, на луговине. 205 м.

238. *V. longifolia* ssp. *borealis* (Trautv.) Kuv. comb. nov. (*V. longifolia* var. *borealis* Trautv. 1847, Phaenog. pfl. Hochnord. : 144—167). Лесной пояс, особенно нижняя часть. 200 м.

239. *Lagotis minor* (Willd.) Standl. Тундровый пояс — у снежников, в ивняковых тундрах и т. п. 795—817 м.

240. *Pedicularis incarnata* L. var. *alpina* Kryl. Подгольцовые сообщества с повышенным увлажнением. 700 м.

241. *P. labradorica* Wirs. От приозерий до горных тундр, как правило, всюду редко. 200—720 м.

242. *P. lapponica* L. Там же, где 241, чаще в подгольцовых сообществах. 700 м.

243. *P. oederi* Vahl. Тундры, чаще сыроватые. 797 м.

244. *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. Редко. Ольховниковые лиственничники подпояса горной тайги. 260 м.

245. *Pinguicula villosa* L. Редко. На сфагновых коврах в приозерной тайге. 300 м.

246. *Galium uliginosum* L. Приозерья; сырые обитания под ольховником и т. п. 205 м.

247. *G. boreale* L. Речные берега. 202 м. Собранная форма имеет очень узкие, почти линейные листья.

248. *Linnaea borealis* L. f. *arctica* Wittr. Подпояс горной тайги, реже в прочей части пояса древесной растительности. 215 м.

249. *Lonicera caerulea* L. ssp. *hirsuta* (Regel) Kuv. comb. nov. (*L. caerulea* var. *hirsuta* Regel, 1873, Русск. дендрол. 3 : 147). Берега р. Северной, особенно по дельтам притоков. 200 м.

250. *Valeriana capitata* Pall. ex Link. Рассеянно почти по всему профилю — на сырых обитаниях в лиственнично-еловой тайге и пр. 432 м.

251. *Campanula rotundifolia* L. ssp. *langsdorffiana* (Fisch. ex Trautv. et Mey.) Vodopyanova. Галечно-песчаные берега озера и подобные обитания. 200 м.

252. *Solidago dahurica* Kitag. Пояс древесной растительности, особенно в приозерьях и у верхнего предела. 205 м.

253. *Aster fallax* Tamamsch. Левый берег р. Северной около 15 км от истока, на валунах. 210 м.

254. *A. sibiricus* L. ssp. *subintegerrimus* (Trautv.) A. et D. Löve. Песчаный южный берег озера около 5 км от истока р. Северной. 202 м.

255. *Erigeron eriocalyx* (Ledeb.) Vierh. Альпийские лужайки в водосборной воронке у нижней границы тундрового пояса по правому берегу речки Крутой. 600 м.

256. *E. politus* Fries (*E. elongatus* Ledeb.). Галечно-песчаный правый берег р. Северной с редкотравьем у ее истока. 205 м.

257. *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. Берег озерка по левобережью р. Северной около 20 км от истока, опушка лиственничника, 205 м; ягельный березняк на отроге высоты 856 над истоком р. Северной. 505 м.

258. *A. villifera* Boriss. Редко. Пятнистая тундра по краю лога за высотой 709 (южный берег озера). 695 м.

259. *Ptarmica impatiens* (L.) DC. Полянки и прогалины в елово-лиственничной тайге; у верхнего предела леса. 245 м.

260. *Tanacetum vulgare* L. ssp. *boreale* (Fisch. ex DC.) Kuv. comb. nov. (*T. boreale* Fisch. ex DC. 1838, Prodr. 6 : 128). Берега озера (опушки и пр.). 205 м.

261. *Artemisia tilesii* Ledeb. Там же, где 260.

262. *Nardosmia frigida* (L.) Hook. Сырые тундры — ивняковые и пр. 820 м.

263. *N. gmelinii* Turcz. ex DC. Тундры — пятнистые, кассиопейные и пр. 720 м.

264. *N. gmelinii* var. *albiflora* Kuv. 1980. Высотн. распр. раст. в горах Путорана : 137. Разреженная кассиопейная тундра под уступом плато высоты 856. 830 м.

265. *N. laevigata* (Willd.) DC. Низкий песчано-галечный левый берег р. Северной около 16 км от истока. <200 м.

266. *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin. Песчано-галечные берега озера; очень редко в верхних поясах. 200 м.

267. *Senecio integrifolius* (L.) Clairv. (несколько уклоняется к *S. tundricola* Tolm.). Изредка. Подгольцовые ольховники. 700 м.

268. *S. tundricola* Tolm. Альпийские лужайки, сыроватые тундры с разнотравьем. 600—797 м.

269. *Saussurea parviflora* (Poir.) DC. var. *contracta* Ledeb. Таежные низовья ручья по правому берегу р. Северной около 5 км от истока. 215 м.

270. ***S. pseudoangustifolia* Lipsch.** (определил С. Ю Липшиц). Лишайниково-кассиопейная тундра на плато высоты 856. Описан из Аяна. В Путоране крайне редок.

271. *S. tilesii* (Ledeb.) Ledeb. Редко. Подгольцовые ольховники на возвышенности Исян, иногда тундры. 602 м.

272. *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill. Там же, где 269. Редкость нахождений связана с ранними сроками маршрутов — растение еще не развилось. 210 м.

273. *Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC. s. l. Особая форма со стрелками, вдвое и более превышающими листья. Прибрежная растительность, особенно у ручьев.

274. *T. glabrum* DC. Как и на оз. Агата, отмечался нами для подгольцового пояса. 600—790 м.

275. *T. longicorne* Dahlst. Отличается от *T. ceratophorum* рассеченными до жилки листьями и другими признаками. Собран на галечно-песчаном северном берегу озера у истока р. Северной. 200 м.

Таким образом, во флоре бассейна оз. Северного нами выявлено 42 семейства (см. таблицу); 6 семейств, отмеченных для флоры юга Путораны в целом (Куваев, 1980), здесь не найдены. Семейства *Ophioglossaceae*, *Orchidaceae*, *Crassulaceae*, *Callitrichaceae* и *Adoxaceae* отсутствуют в списке

Численность таксонов сосудистых растений на юге Путораны и в бассейне оз. Северное

№ п/п		Семейство	Юг Путораны		Северное	
Юг Путораны	Северное		родов	видов	родов	видов
1	1	*Polypodiaceae*	5	11	4	6
2	—	*Ophioglossaceae*	1	1	—	—
3	2	*Equisetaceae*	1	8	1	4
4	3	*Lycopodiaceae*	2	7	2	5
5	4	*Selaginellaceae*	1	1	1	1
6	5	*Pinaceae*	2	4	3	5
7	6	*Cupressaceae*	1	1	1	1
—	7	*Sparganiaceae*	—	—	1	1
8	8	*Poaceae*	**14**	**53**	**12**	**34***
9	9	*Cyperaceae*	**4**	**46**	**2**	**22**
10	10	*Juncaceae*	2	12	2	8
11	11	*Liliaceae*	5	7	4	5
12	—	*Orchidaceae*	1	1	—	—
13	12	*Salicaceae*	**2**	**21**	**2**	**16**
14	13	*Betulaceae*	2	11	2	10
15	14	*Polygonaceae*	4	10	4	9
16	15	*Portulacaceae*	1	1	1	1
17	16	*Caryophyllaceae*	**7**	**22**	**7**	**12**
18	17	*Ranunculaceae*	**9**	**21**	**6**	**15**
19	18	*Papaveraceae*	2	3	1	1
20	19	*Brassicaceae*	**6**	**18**	5	8
21	—	*Grassulaceae*	1	1	—	—
22	20	*Saxifragaceae*	**4**	**18**	**4**	**11**
23	21	*Rosaceae*	**10**	**20**	**9**	**15**
24	22	*Fabaceae*	2	4	2	4
25	23	*Geraniaceae*	1	2	1	2
26	—	*Callitrichaceae*	1	1	—	—
27	24	*Empetraceae*	1	2	1	2
28	25	*Violaceae*	1	5	1	3
29	26	*Onagraceae*	2	4	2	3
30	27	*Hippuridaceae*	1	1	1	1
31	28	*Apiaceae*	4	5	4	4
32	29	*Pyrolaceae*	2	6	3	5
33	30	*Ericaceae*	8	11	**8**	**11**
34	31	*Primulaceae*	1	1	1	1
35	32	*Gentianaceae*	3	3	1	1
36	—	*Polemoniaceae*	1	3	—	—
37	33	*Boraginaceae*	2	3	2	3
38	34	*Lamiaceae*	2	6	2	4
39	35	*Scrophulariaceae*	**5**	**14**	**5**	**10**
40	36	*Orobanchaceae*	1	1	1	1
41	37	*Lentibulariaceae*	1	2	1	1
42	38	*Rubiaceae*	1	4	1	2
43	39	*Caprifoliaceae*	2	2	2	2
44	—	*Adoxaceae*	1	1	—	—
45	40	*Valerianaceae*	1	1	1	1
46	41	*Campanulaceae*	1	2	1	1
47	42	*Asteraceae*	**15**	**33**	**13**	**24**
		Всего . . .	147	415	128	275

* Показатели семейств, входящих в первый десяток по численности видов.

скорее всего из-за просмотра; представители сем. *Polemoniaceae* в Путоране закономерно тяготеют к восточным районам, и нахождения их на западе менее обычны, хотя и не исключены. Обнаружен *Sparganium hyperboreum* из сем. *Sparganiaceae*, который ранее нами на юге Путораны не отмечался. Число родов во флоре юга Путораны в целом и бассейна оз. Северного соответственно 147 и 128 (87.1%), видов — 415 и 275 (66.3%). Состав первого по числу видов десятка семейств почти совпадает, но в бассейне оз. Северного в нем отсутствует сем. *Brassicaceae*, зато в него входит сем. *Ericaceae*; на юге Путораны в этих семействах 266 видов (64.1% от общего числа), в бассейне оз. Северного — 171 (61.7%).

Для нас особенно интересны виды и подвиды, ранее в Путоране не отмечавшиеся. Их семь: *Pinus sibirica* отмечен ниже района работ по течению р. Северной, но его местонахождение еще относится к горной территории Путораны. *Calamagrostis neglecta* ssp. *micrantha* — подвид восточный; нахождение его на западе Путораны любопытно тем, что в более восточных ее районах он не отмечался. *Poa urssulensis*, *Ranunculus propinquus* описаны с Алтая: наши находки относятся к крайнему северному пределу их ареалов. Захождение *Pyrola media* на правобережье Енисея в данных широтах отмечается впервые: оно приурочено к обитанию, представляющему рефугиум для ряда более требовательных видов. Отсутствие *Euphrasia frigida* в прежних сборах, видимо, — следствие просмотра. Особенно интересна находка *Saussurea pseudoangustifolia*. По данным С. Ю. Липшица (1979), это растение Охотского и восточной части Лено-Колымского районов «Флоры СССР». Однако оно упоминалось для Путораны и ранее (Кожевников, 1976).

Заслуживают внимания некоторые из приводившихся ранее видов.

Повторены сборы вида *Luzula tundricola*, указывавшегося во «Флоре Путорана» по сборам В. Б. Куваева с Някшингды и Сигового. Вновь собран *Empetrum hermaphroditum* (образцы определены Н. Н. Цвелевым), который авторами «Флоры Путорана» считался указанным ранее по ошибке. Сделаны сборы типового подвида *Veronica longifolia*, отличающегося от ssp. *borealis* относительно длинными черешками листьев и другими признаками (см. «Флора СССР», 22, 1955, с. 348—349, 369, ut *V. septentrionalis* Boriss.). Подтверждается ошибочность приведения во «Флоре Путорана» южносибирской *Aster serpentimontanus* Tamamsch.: из цикла *A. alpinus* s. l. здесь представлена *A. fallax*, ранее приводившаяся для оз. Агата (Куваев, 1980). Сбор *Senecio integrifolius* близок к типичной форме этого вида, не приводимого «Флорой Путорана».

Представляют интерес еще 12 видов, не отмечавшихся ранее для юга Путораны. Особенно характерны среди них бореальные виды, более типичные для территорий, расположенных западнее относительно Путораны: *Alopecurus pratensis*, *Ranunculus repens*, *Sanguisorba officinalis*, *Moneses uniflora*. Естественно и проникновение сюда описанного со среднего Енисея *Carex mollissima*. Менее объяснимо нахождение арктических, аркто-альпийских и близких к ним видов, отсутствующих в более восточных бассейнах на юге Путораны: *Sparganium hyperboreum*, *Gastrolychnis tenella* (скорее гипоарктический), *Epilobium davuricum*, *Eritrichium villosum*. И совершенно необычны находки на крайнем юго-западе Путораны восточно-сибирских видов, восточнее оз. Северного на протяжении 3 лет нами не обнаруженных: *Astragalus tugarinovii*, *Arctous erythrocarpa*, *Taraxacum longicorne*. Точно так же распространены *Rheum compactum*, *Rhododendron aureum* и подобные восточные виды. Это свидетельствует, что они пришли в Путорану не прямо с востока, а через долину Енисея и западные отроги плато. Подробнее это положение рассмотрено ранее (Куваев, 1976), однако оно остается лишь предположением. Насколько трудны прогнозы относительно распространения видов, можно судить по предпринятой авторами «Флоры Путорана» интересной попытке отражения негативной информации на картах ареалов. Имея в виду возможности использования такого отражения в целях прогноза, мы произвели сопоставление материалов ареалогической части «Флоры Путорана» с нашими данными по оз. Северному. При этом были исключены виды, нахождение которых по картам «Флоры Путорана» практически гарантируется. Принимались во внимание только виды, для которых имеется негативная информация по районам, ближайшим к оз. Северному. Исключены виды родов *Potamogeton* и *Batrachium*, поскольку мы не могли уделить в поле должного внимания водной флоре, а также виды родов *Thymus* и *Euphrasia* из-за разнобоя в их систематике. При всем этом сопоставление остается приближенным прежде всего из-за мелкомасштабности карт, разного понимания таксономических границ и т. п. Итог его следующий: негативную информацию по смежным районам можно принять для 275 видов. Из них на оз. Северном найдено 42 вида, в том числе такие, определения которых (особенно в данной местности) совершенно однозначны — *Alopecurus pratensis*, *Agrostis trinii*, *Salix xerophila* (ut *S. bebbiana*), *S. pyrolifolia*, *S. viminalis*, *Ranunculus repens*, *Astragalus tugarinovii*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Rhododendron aureum* и т. п. Таким образом, расхождение в данных «Флоры Путорана» и наших составляет 15.2%. Этот показатель свидетельствует о принципиальной возможности использования данных негативной информации для прогноза встречаемости видов в близлежащих районах, хотя и с большим приближением. Совершенно точного прогноза от этого метода в пределах единой физико-географической области ожидать нельзя ни для отдельного вида, ни для разных их совокупностей.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1978). Лесообразующие хвойные СССР. Л., Наука. — Кожевников Ю. П. (1976). Американский флористический элемент на Чукотке. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 3. Л., Наука. — Кожевников Ю. П., Андреева М. Д. (1980). Интересные флористические находки на севере Якутии и на западе Путораны. Бот. ж., 65, 5. — Куваев В. Б. (1971). Лиственница на юге гор Путорана. Лесоведение, 5. — Куваев В. Б. (1974). Новинки для флоры юга гор Путорана (Восточная Сибирь). 2. Бот. ж., 59, 2. Куваев В. Б. (1976). Пути продвижения растений по данным их современного распространения в горах Путорана и на нижнем Енисее. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 3. Л., Наука. — Куваев В. Б. (1980). Высотное распределение растений в горах Путорана. Л., Наука. — Куваев В. Б., Водопьянова Н. С., Андрулайтис С. Ю. (1971). К флоре бассейна озера Някшингда (юг Путораны). Бот. ж., 56, 2. — Липшиц С. Ю. (1979). Род *Saussurea* DC. (*Asteraceae*). Л., Наука. — Орлова Н. И. (1978). О статуте двух видов берез. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биол., 1. — Флора Путорана. (1976). Новосибирск, Наука. — Шумилова Л. В. (1939). Природа Илимпейского национального района. Науч. конф. по освоен. и изуч. произв. сил Сибири. Тез. докл. Томск. — Шумилова Л. В. (1964). К характеристике растительности северной части Средне-Сибирского плоскогорья. Изв. Томск. отд. ВБО, 5. — Sarvela J. (1978). A synopsis of the fern genus *Gymnocarpium*. Ann. Bot. Fenn., 15, 2. — Wagner W. H. (1966). New data on North American Oak Ferns, *Gymnocarpium*. Rhodora, 68.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт охраны природы
и заповедного дела МСХ СССР,
Садки-Знаменское.

Получено 20 XI 1979.

SUMMARY

The concrete flora of the North Lake basin includes 275 species of vascular plants, belonging to 128 genera of 42 families. The first ten of the most abundant with species, families includes: *Poaceae* (34 species), *Asteraceae* (25), *Cyperaceae* (22), *Salicaceae* (16), *Ranunculaceae* (15), *Rosaceae* (15), *Caryophyllaceae* (12), *Saxifragaceae* (11), *Ericaceae* (11), *Scrophulariaceae* (10). 7 new for the Putorana Mts. taxons (***Pinus sibirica***, ***Poa urssulensis***, etc.) and 12 taxons, which have not been registered earlier in the south of the Putorana Mts. (***Alopecurus pratensis***, ***Ranunculus repens***, etc.), have been discovered. The East Siberian species, which have not been found to the east of the Putorana before, are listed: evidently, they came through the Yenisey River valley and the western spurs of the Putorana, and not from the east. There is a possibility of using the maps of areas of «Flora of Putorana Mts.» for predicting the occurrence of species at adjacent territories as evidenced by the evaluation of the method of negative information of these maps.

УДК 581.3 : 581.47

В. В. Черник

ПСЕВДОМОНОМЕРИЯ ГИНЕЦЕЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ИЛЬМОВЫХ И КАРКАСОВЫХ

V. V. CHERNIK. PSEUDOMONOMERIC GYNOECIUM OF THE *ULMACEAE* AND *CELTIDACEAE* REPRESENTATIVES

Изучение анатомического строения гинецея у трех родов ильмовых (*Ulmus*, *Hemiptelea*, *Zelkova*) и двух родов каркасовых (*Celtis*, *Trema*), а также его морфологии — у ряда представителей других родов обоих семейств (*Holoptelea*, *Phyllostylon*, *Parasponia*, *Lozanella*, *Aphananthe*, *Gironniera*) показало, что каждому семейству соответствует особый тип строения псевдомономерного синкарпного гинецея и его проводящей системы. У ильмовых гинецей димерный, с двумя стилодиями. Каждый плодолистик снабжается дорсальным и двумя субмаргинальными проводящими пучками, семяпочка — ветвью, отделяющейся от субмаргинальных пучков фертильного плодолистика. У каркасовых гинецей с коротким столбиком и двумя рыльцами. Димерность строения гинецея морфологически выражена слабо. Для каркасовых по сравнению с ильмовыми характерна дальнейшая редукция субмаргинальных пучков обоих плодолистиков и стерильного плодолистика в целом. Субмаргинальные пучки фертильного плодолистика слиты и снабжают семяпочку, поэтому у каркасовых сосудистое снабжение семяпочки представлено отдельным пучком, отходящим от проводящей системы основания гинецея. Стерильный плодолистик в отличие от фертильного снабжается лишь одним дорсальным пучком.

В процессе эволюционного развития у многих представителей покрытосемянных растений наблюдается явление редукции числа плодолистиков гинецея, которое нередко сопровождается редукцией числа семязачатков. Крайней формой редукции числа плодолистиков в апокарпном гинецее является образование мономерного гинецея (представители семейств *Degeneriaceae*, *Annonaceae*, *Myristicaceae*, *Monimiaceae*, *Menispermaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Anacardiaceae*, *Elaeagnaceae* и др.), а в ценокарпном — образование псевдомономерного гинецея, у которого полностью развивается лишь один из плодолистиков. Псевдомономерные гинецеи обнаружены как у эволюционно подвинутых, так и относительно примитивных семейств (*Piperaceae*, *Eucommiaceae*, *Moraceae*, *Cannabaceae*, *Urticaceae*, *Casuarinaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Thymelaeaceae*, *Polygalaceae*, *Cornaceae*, *Nyssaceae*, *Mastixiaceae*, *Valerianaceae*, *Dipsacaceae*, *Globulariaceae*, *Verbenaceae*) (Eckardt, 1937, 1938; Имс, 1964; Тахтаджян, 1964, 1966). Редукция стерильных плодолистиков псевдомономерного гинецея нередко достигает такой степени, что их наличие можно обнаружить только в результате изучения проводящей системы и онтогенеза. Теория псевдомономерных гинецеев, разработанная Эккардтом (Eckardt, 1937, 1938), оказалась весьма важной для эволюционной морфологии; ее придерживаются и современные исследователи, работающие в области морфологии, систематики и филогении.

Одна из характерных особенностей цветков ильмовых и каркасовых — простота их строения. Это обусловлено процессами редукции частей цветка, что позволяет говорить о вторичном характере их примитивности (Bechtel, 1921; Тахтаджян, 1966; Грудзинская, 1967, 1968, и др.). Наиболее четко процессы редукции прослеживаются в строении гинецея и его проводящей системы.

У ильмовых и каркасовых мы находим пример псевдомономерного ценокарпного гинецея. Одним из первых, отрицавших мономерное строение гинецея сем. *Ulmaceae* (s. l.), был J. Planchon (1873). Мнения о ложной мономерии гинецея у этих семейств придерживались многие последующие таксономисты (Eichler, 1878; Engler, 1889, и др.). Однако анатомически это было доказано позже (Bechtel, 1921; Eckardt, 1937) по васкуляризации гинецея у родов *Ulmus* и *Celtis*.

Анатомическое строение гинецея и его проводящей системы у остальных представителей исследуемых семейств не изучалось. Это касается и строения проводящей системы гинецея таксономически спорных родов: *Hemiptelea*, *Zelkova*.

Материал и методика

Анатомическое строение гинецея изучено у трех родов ильмовых (*Ulmus glabra* Huds., *U. laevis* Pall., *U. campestris* L., *Hemiptelea davidii* (Hance) Planch., *Zelkova carpinifolia* (Pall.) C. Koch) и двух родов каркасовых (*Celtis caucasica* Willd., *C. glabrata* Stev., *Trema orientalis* (L.) Blume, *T. lamarckiana* (Roem. et Schult.) Blume). Морфологическое строение гинецея также исследовали у представителей обоих семейств (*Holoptelea integrifolia* (Roxb.) Planch., *Phyllostylon brasiliense* Capanema, *Parasponia andersonii* (Planch.) Planch., *Lozanella enanthiophylla* (Donn.-Sm.) Killip, Morton., *Aphananthe aspera* Planch., *A. philippinensis* Planch., *Gironniera subaequalis* Planch.). Сведения относительно сбора гербарного и фиксированного материалов приведены в наших предыдущих работах (Черник, 1975, 1980).

Основные исследования проведены на постоянных сериальных препаратах, приготовленных по общепринятой цитологической методике (Наумов, Козлов, 1954). Толщина срезов колебалась от 7 до 13 мкм. Окрашивались препараты по способу Е. С. Аксенова (1967).

Результаты исследования и их обсуждение

Исследования показали, что в строении синкарпного гинецея и его проводящей системы можно выделить два типа, которые соответствуют семействам ильмовых и каркасовых.[1]

У ильмовых гинецей димерного типа. Два плодолистика срастаются своими вентральными сторонами. Фертильный плодолистик образует гнездо завязи, в котором находится семяпочка. В верхней части плодолистики заканчиваются стилодиями. Стерильный плодолистик представлен крупным тяжем проводящих пучков (*Zelkova*), окруженным паренхимной тканью или крылом (*Ulmus*, *Holoptelea*, *Hemiptelea*, *Phyllostylon*). Участие обоих плодолистиков в формировании гинецея четко прослеживается по строению проводящей системы. Рассмотрим это на примере *Hemiptelea davidii*.

Гинецей *Hemiptelea davidii*, как и у остальных представителей ильмовых и каркасовых, псевдомономерный, состоит из двух плодолистиков: фертильного и стерильного. Проводящая система основания гинецея имеет форму замкнутого цилиндра. На уровне отхождения тычинок от цветочной трубки от нее ответвляются два крупных пучка, направляющихся в оба края уплощенного гинецея. Отделившиеся пучки — это дорсальные (спинные) проводящие пучки обоих плодолистиков (рис. 1, *А*; рис. 3, *1* — см. вклейку). Они продолжаются до самых верхних отделов стилодиев, проходя ближе к их адаксиальной стороне (рис. 1, *А*, ∂n_1, ∂n_2).

---

[1] Мы придерживались распределения родов по семействам согласно представлениям И. А. Грудзинской (1967, 1968), которое подтвердилось нашими исследованиями.

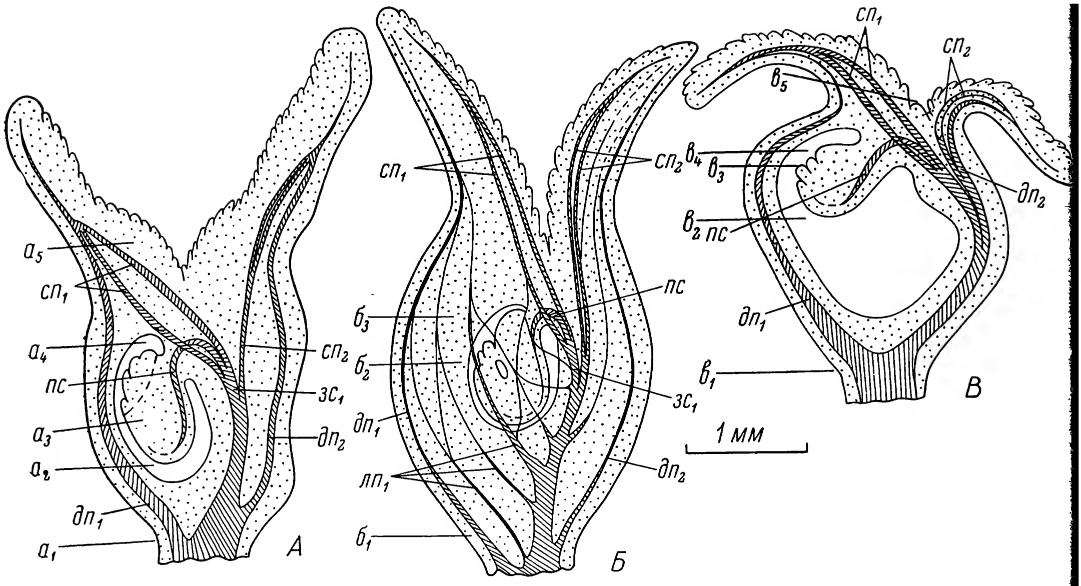


Рис. 1. Проводящая система гинецея представителей сем. *Ulmaceae* (схема).

А — *Hemiptelea davidii*, *Б* — *Ulmus glabra*, *В* — *Zelkova carpinifolia* (*А*, *В* — без латеральных проводящих пучков), $а_1$—$а_5$ — уровни поперечных срезов, представленных на рис. 3, *1*—*5*; $б_1$—$б_3$ — на рис. 4, *1*—*3*; $в_1$—$в_5$ — на рис. 4, *5*—*9*; *дп* — дорсальный проводящий пучок плодолистика; *зс* — зона соединения субмаргинальных пучков; *лп* — латеральные пучки; *пс* — проводящий пучок, снабжающий семяпочку; *сп* — субмаргинальные пучки плодолистика ($дп_1$, $зс_1$, $лп_1$, $сп_1$ — фертильный плодолистик; $дп_2$, $зс_2$, $лп_2$, $сп_2$ — стерильный плодолистик).

Дорсальные пучки обоих плодолистиков в одинаковой степени развиты. Дорсальный пучок фертильного плодолистика обычно отделяется несколько ниже, чем дорсальный пучок стерильного плодолистика.

Остатки общего тяжа проводящих пучков основания гинецея в виде небольших дугообразных полосок, поднимаясь выше, соединяются, формируя крупный проводящий пучок. Он образован слившимися субмаргинальными пучками обоих плодолистиков (рис. 3, *2*, *3*, $сп_1+сп_2$). Приблизительно на уровне средней части гнезда завязи эти пучки разделяются на две группы соответственно плодолистикам; при этом два субмаргинальных пучка фертильного плодолистика на небольшом участке продолжают оставаться соединенными (зона соединения) (рис. 1, *А*, $зс_1$). В этой зоне от них отделяется ветвь, снабжающая семяпочку (рис. 1, *А*; 3, *4*, *пс*). Проводящий пучок семяпочки у *Hemiptelea davidii* хорошо развит, проходит через фуникулус к халазе и заканчивается в основании наружного интегумента.

Слившиеся в зоне соединения субмаргинальные пучки и сосуды, снабжающие семяпочку, занимают срединное положение на вентральной стороне фертильного плодолистика, поэтому их можно рассматривать как вентрально-медианный пучок фертильного плодолистика. Субмаргинальные пучки стерильного плодолистика развиты слабее и имеют свою зону соединения. По ткани стилодиев оба субмаргинальных пучка каждого плодолистика проходят раздельно, ближе к их внутренней стороне, покрытой железистой тканью. В самых верхних частях стилодиев субмаргинальные пучки и их ветви соединяются с дорсальными пучками (рис. 1, *А*; 3, *5*).

Участие двух плодолистиков в формировании гинецея *Hemiptelea* также хорошо прослеживается на поперечных срезах развивающегося плода, когда ткани обоих плодолистиков разрастаются и еще более четко видна дифференциация их проводящих систем.

Таким образом, анализ сосудистого скелета показывает, что гинецей *Hemiptelea davidii* синкарпный. Два сомкнутых плодолистика срастаются своими вентральными сторонами. Фертильный плодолистик образует гнездо завязи, в котором находится семяпочка.

При изучении цветков *H. davidii* были обнаружены также отклонения от обычного строения гинецея, описанного выше. Исследования их дали новые сведения, подтверждающие псевдомономерность гинецея *Hemiptelea*, его синкарпный тип строения.

В гинецее *H. davidii* нередко (5—7% от общего числа исследованных нами цветков, собранных в Центральном ботаническом саду АН Грузинской ССР, г. Тбилиси) можно обнаружить второе гнездо, находящееся в ткани стерильного плодолистика. Оно меньше гнезда фертильного плодолистика и обычно не содержит семяпочки (рис. 3, *6*, *8*). Ход проводящих пучков показывает, что гинецей синкарпный, образован двумя плодолистиками. Субмаргинальные пучки стерильного плодолистика хорошо развиты, имеют небольшую зону соединения, что характерно и для субмаргинальных пучков фертильного плодолистика.

Сосуды, снабжающие семяпочку, у *Hemiptelea* отделяются от субмаргинальных пучков фертильного плодолистика обычно на уровне средней части гнезда завязи. Однако иногда пучок семяпочки отделяется в самом основании гинецея, когда субмаргинальные пучки обоих плодолистиков соединены вместе (рис. 3, *7*, *пс*). В данном случае можно сказать о равноценном участии проводящей ткани обоих плодолистиков в образовании сосудистого снабжения семяпочки. Кроме того, лишь проводящий пучок семяпочки и окружающая его паренхимная ткань и составляют перегородку, разделяющую гнезда плодолистиков.

В гинецее *H. davidii* иногда можно обнаружить и ложные гнезда, возникшие в результате разрастания ткани фертильного плодолистика.

Строение проводящей системы гинецея *Ulmus* (*U. glabra*, *U. laevis*, *U. campestris* и др.) почти не отличается от строения таковой у *Hemiptelea davidii*. Проводящий пучок семяпочки также представляет собой ветвь, отделяющуюся от субмаргинальных пучков фертильного плодолистика в зоне их соединения. Субмаргинальные и дорсальные пучки обоих плодолистиков проходят от основания завязи к самым верхним частям стилодиев (рис. 1, *Б*; 4, *1—4* — см. вклейку).

В ткани гинецея рода *Ulmus* в отличие от *Hemiptelea* более сильно развиты латеральные проводящие пучки. Они проходят между дорсальными и субмаргинальными проводящими пучками, отличаются степенью развития (рис. 1, *Б*; 4, *2*, *3*, *лп*). Латеральные пучки берут начало или от проводящей системы основания гинецея, или от субмаргинальных пучков.

Исследование ранних стадий развития проводящей системы гинецея *Ulmus glabra* показало, что первыми формируются проваскулярные тяжи дорсальных проводящих пучков обоих плодолистиков. Дорсальные пучки хорошо прослеживаются на поперечных срезах зачатков цветков из почек, собранных в июле (т. е. почти за год до цветения). Проводящая система гинецея зачатков цветков из почек, собранных в январе (цветение наступит в мае этого же года), представлена уже проваскулярными элементами всех основных пучков сосудистого скелета гинецея. При последующем развитии цветка происходит дальнейшая дифференциация проваскулярных тяжей, увеличивается количество латеральных проводящих пучков, густо пронизывающих стенку завязи, а позже — околоплодника.

На ранних стадиях развития гинецея *Ulmus* семяпочка прикреплена к одному из слегка завернутых краев фертильного плодолистика, который в этот период еще не сомкнут полностью в верхней части. В дальнейшем края фертильного плодолистика срастаются по всей длине и семяпочка, окруженная со всех сторон стенкой завязи, оказывается в полости.

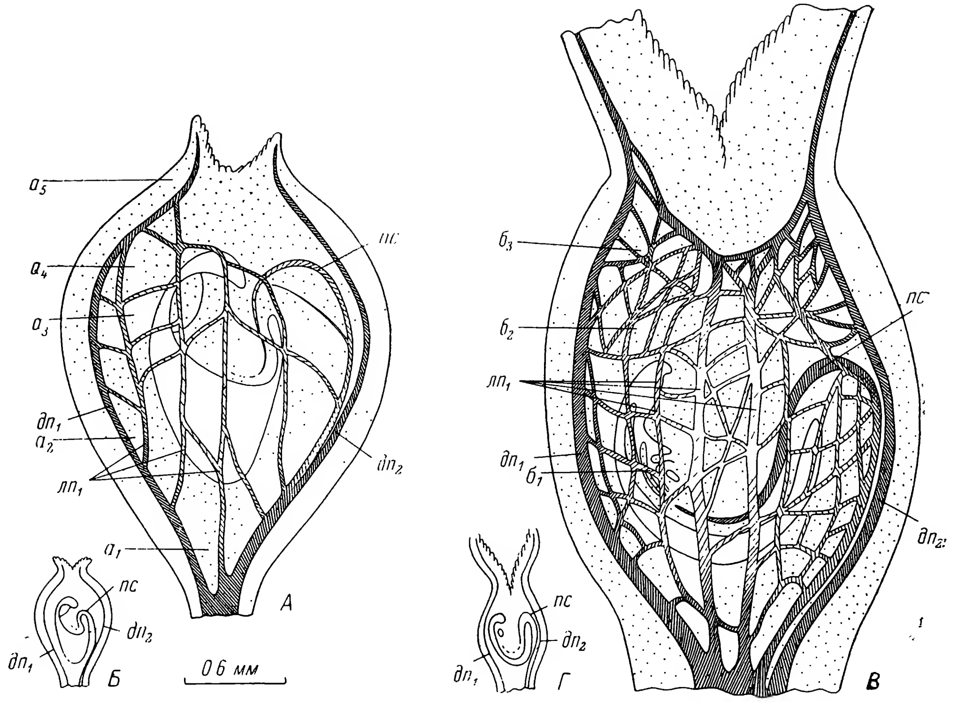


Рис. 2. Проводящая система гинецея представителей сем. *Celtidaceae* (схема).

А, *Б* — *Trema orientalis*; *В*, *Г* — *Celtis caucasica* (*А*, *В* — вместе с латеральными проводящими пучками; *Б*, *Г* — без них). $а_1$—$а_5$ — уровни поперечных срезов, представленных на рис. 5, *1*—*5*; $б_1$—$б_3$ — на рис. 5, *7*—*9*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Сходное с родами *Hemiptelea* и *Ulmus* строение проводящей системы гинецея имеет *Zelkova carpinifolia*. Но у этого вида стерильный плодолистик редуцирован гораздо сильнее, поэтому дорсальный и субмаргинальные пучки стерильного плодолистика очень сильно сближены (рис. 1, *В*; 4, *5*—*9*), в то время как у *Hemiptelea* и *Ulmus* (особенно у большинства видов, имеющих хорошо развитые крылья) они разделены участком паренхимной ткани.

У *Celtidaceae* гинецей также псевдомономерный, синкарпный, образован двумя плодолистиками. Однако стерильный плодолистик редуцирован настолько сильно, что димерность строения гинецея, морфологически хорошо заметная в *Ulmaceae*, здесь почти не выражена. Завязь округлая, толстостенная, с коротким столбиком и двумя рыльцами. Определить участие второго плодолистика в образовании гинецея можно только на основании анализа систем проводящих пучков.

У *Trema orientalis* в основании гинецея четко выделяются четыре пучка, два из которых развиты более сильно (рис. 5, *1* — см. вклейку). Это дорсальный пучок фертильного плодолистика (*$дп_1$*) и составной пучок, представленный дорсальным пучком стерильного плодолистика и соединенным с ним в этой зоне проводящим пучком семяпочки. Несколько выше составной пучок разделяется, и сосуды, снабжающие семяпочку, проходят независимо от дорсального пучка стерильного плодолистика (рис. 2, *А*, *Б*; 5, *2*—*4*). Проводящий пучок семяпочки является вентрально-медианным пучком фертильного плодолистика.

Кроме этих основных, имеются многочисленные латеральные проводящие пучки; некоторые из них развиты более сильно, чем остальные (рис. 2, *А*; 5, *1*—*3*, *лп*). Латеральные пучки берут начало или от основания гинецея или ответвляются от дорсального пучка фертильного плодолистика и проводящего пучка семяпочки, образуя с ними многочисленные анастомозы. В самой верхней части гинецея латеральные пучки оканчиваются или соединяются с дорсальным пучком фертильного плодолистика (рис. 2, *А*). Оба рыльца снабжаются лишь дорсальными проводящими пучками.

Латеральные пучки гинецея *Trema orientalis* сильно ветвятся вокруг гнезда завязи, формируя густую сеть сосудов, которая объединяет проводящую систему фертильного плодолистика в одно целое и отграничивает ее от проводящей ткани стерильного плодолистика, представленной лишь одним дорсальным пучком (рис. 2, *А*, *дп*$_2$). Эта разобщенность проводящих систем плодолистиков и может по существу служить единственным критерием их разграничения.

Сходное с *Trema* (*T. orientalis*, *T. lamarckiana*) строение проводящей системы гинецея наблюдается у представителей рода *Celtis* (*C. caucasica*, *C. glabrata*). Сосудистый скелет гинецея включает дорсальные пучки обоих плодолистиков, сосудистое снабжение семяпочки и большое количество латеральных проводящих пучков (рис. 2, *В*, *Г*). Так же, как в гинецее *Trema*, латеральные пучки объединяют посредством анастомозов проводящую систему фертильного плодолистика и отграничивают ее от проводящей ткани стерильного плодолистика (рис. 2, *В*; 5, *7*). Отдельные латеральные пучки (чаще два) более сильно развиты по сравнению с остальными. Кроме того, они обычно расположены накрест по отношению к дорсальным пучкам (рис. 5, *7*, *лп*). В связи с этим некоторые более ранние исследователи принимали их за латерально-маргинальные (субмаргинальные) пучки фертильного плодолистика. Однако, как показали наши исследования, эти пучки даже в их основании обособлены от сосудистого снабжения семяпочки (проводящий пучок семяпочки и латеральные пучки берут начало от различных участков проводящей системы оси цветка).

Различия в строении проводящей системы гинецея *Celtis* и *Trema* небольшие. У рода *Trema* синкарпность в строении гинецея четко прослеживаются от основания к самым верхним частям. В гинецее рода *Celtis* ее можно проследить только до того уровня, где заканчивается гнездо завязи. Последнее обусловлено тем, что выше гнезда завязи латеральные и дорсальные пучки обоих плодолистиков интенсивно ветвятся, образуя густую сеть. Немногочисленные ветви отделяются также и от проводящего пучка семяпочки. На поперечных срезах, проведенных выше гнезда завязи, определить участие каждого плодолистика в образовании гинецея невозможно (рис. 5, *8*). Кажется, что оба плодолистика развиты в одинаковой степени. У основания столбика (500—800 мкм после начала интенсивного ветвления) рассматриваемые пучки, распределяясь на две группы (чаще довольно равномерно), оканчиваются или соединяются с дорсальными пучками обоих плодолистиков (рис. 5, *9*). В связи с этим ветви, отделившиеся от дорсального пучка стерильного плодолистика и проводящего пучка семяпочки, иногда рассматриваются как остатки самостоятельных субмаргинальных пучков (Eckardt, 1937). Они, как показано выше, хорошо развиты у представителей ильмовых и принадлежат к основным проводящим пучкам васкулярного скелета гинецея.

У *Trema* латеральные пучки и их ветви соединяются в верхней части гинецея только с дорсальными пучками фертильного плодолистика, поэтому разграниченность проводящих систем обоих плодолистиков более четкая, чем у *Celtis*.

Проведенное анатомо-морфологическое исследование цветков *Ulmus*, *Hemiptelea*, *Zelkova*, *Celtis* и *Trema* показало наличие двух типов строения гинецея и его проводящей системы.

В гинецее *Ulmus*, *Hemiptelea*, *Zelkova* фертильный плодолистик (а у *Hemiptelea* и у большинства видов *Ulmus*, имеющих хорошо развитые крылья, и стерильный плодолистик) снабжается дорсальным, субмаргинальными и латеральными проводящими пучками. Стерильный плодолистик *Zelkova* редуцирован гораздо сильнее, чем у *Ulmus* и *Hemiptelea*, поэтому латеральные пучки не развиваются в его ткани. У ильмовых семяпочка снабжается лишь ветвью, отделяющейся от субмаргинальных пучков фертильного плодолистика в зоне их соединения. Субмаргинальные пучки гинецея поднимаются выше гнезда завязи и проходят по ткани стилодиев.

У представителей каркасовых в отличие от ильмовых стерильный плодолистик снабжен лишь одним дорсальным пучком. Для них характерна дальнейшая редукция субмаргинальных пучков обоих плодолистиков. Субмаргинальные пучки фертильного плодолистика слиты и снабжают семяпочку, поэтому у *Celtis* и *Trema* сосудистое снабжение семяпочки представлено отдельным пучком, отходящим от проводящей системы основания гинецея.

В связи с далеко зашедшими процессами редукции картина васкуляризации гинецея у каркасовых очень сложна, поэтому трудно интерпретировать функциональную принадлежность сохранившихся пучков; это может привести к ошибочным выводам. Например, A. Bechtel (1921) сильно развитые латеральные пучки фертильного плодолистика *Celtis* принял за абортивные спинные карпеллярные пучки редуцированных плодолистиков и в результате пришел к неверному заключению, что редукция в гинецее *Ulmus* продлилась намного дальше, чем у *Celtis*.

Анатомические исследования проводящей системы гинецея *Celtis* выявляют наличие проводящих тканей только двух плодолистиков, а согласно представлениям A. Bechtel, их должно быть больше.

Ошибочность этого мнения подтверждается также данными развития проводящей системы. Как показали наши исследования ранних стадий развития димерного гинецея *Ulmus*, первыми формируются оба дорсальных проводящих пучка; проваскулярные элементы латеральных и субмаргинальных пучков формируются позже. У *Celtis caucasica* на ранних стадиях развития цветка проводящая система гинецея также представлена только двумя дорсальными пучками (рис. 5, *6*, $дп_1$, $дп_2$). Латеральные пучки и проводящий пучок семяпочки в этот период еще не развиты. Таким образом, на ранних этапах процесс формирования проводящей системы гинецея *Ulmus* и *Celtis* сходен. Это имеет большое значение для подтверждения димерности гинецея *Celtis*. Латеральные пучки, принимаемые за дорсальные проводящие пучки редуцированных плодолистиков, развиваются на более поздних стадиях, когда формируется основная масса пучков.

Сравнительно небольшая степень редукции стерильного плодолистика у *Ulmus* и *Hemiptelea* подтверждается тем, что в гинецее этих родов нередко можно обнаружить второе гнездо и даже вторую семяпочку, образованную в «стерильном» плодолистике. Отмеченные отклонения от нормального строения гинецея у каркасовых встречаются крайне редко.

Четкое распределение родов на две группы по признакам строения гинецея и его проводящей системы является свидетельством их генетического родства в пределах каждой из групп. Рассматривая родственные связи семейства ильмовых, следует отметить, что по строению гинецея род *Hemiptelea* более близок к *Ulmus*, чем *Zelkova*. Наиболее сильно стерильный плодолистик редуцирован у *Zelkova*. По этому признаку *Hemiptelea* более примитивна, чем *Ulmus*: цветки, в которых имеется второе гнездо гинецея в ткани стерильного плодолистика, у *Hemiptelea* встречаются довольно часто, а у *Ulmus* — лишь в отдельных случаях.

В связи с дальнейшей редукцией и специализацией субмаргинальных пучков сосудистый скелет гинецея представителей каркасовых устроен своеобразно. Процессы редукции и специализации проводящей системы свидетельствуют о более высокой эволюционной подвинутости каркасовых по сравнению с ильмовыми.

Результаты исследования, а также анализ данных литературы (Bechtel, 1921; Eckardt, 1937) позволяют констатировать, что в пределах порядка *Urticales* изученные представители каркасовых по многим признакам строения проводящей системы гинецея более близки к тутовым и всем остальным семействам порядка, чем к ильмовым. У большинства тутовых проводящая система гинецея представлена лишь двумя дорсальными пучками и проводящим пучком семяпочки. И для каркасовых, и для тутовых характерна дальнейшая редукция субмаргинальных проводящих пучков.

Как и у большинства представителей порядка *Urticales*, гинецей каркасовых в отличие от ильмовых с коротким столбиком и двумя рыльцами, димерность строения гинецея выражена слабо, стерильный плодолистик снабжается лишь одним дорсальным пучком.

В заключение можно сделать следующие выводы.

Гинецей ильмовых и каркасовых псевдомономерный, синкарпный, формируется двумя плодолистиками (фертильным и стерильным). В пределах рассматриваемых семейств выделены два типа строения гинецея и его проводящей системы.

Тип ильмовых. Гинецей димерный, с двумя стилодиями. Стерильный плодолистик представлен крылом или крупным тяжем проводящих пучков, хорошо заметным на поверхности бескрылого плода. Каждый плодолистик снабжается дорсальным и двумя субмаргинальными пучками; семяпочка — ветвью, отделяющейся от субмаргинальных пучков фертильного плодолистика.

Тип каркасовых. Гинецей с коротким столбиком и двумя рыльцами. Димерность строения гинецея морфологически выражена слабо вследствие далеко зашедшей редукции стерильного плодолистика. Определить степень участия второго плодолистика в формировании гинецея можно только по строению проводящей системы. Стерильный плодолистик в отличие от фертильного снабжается одним дорсальным пучком, семяпочка — пучком, отходящим от проводящей системы основания гинецея.

Для каркасовых по сравнению с ильмовыми характерна дальнейшая редукция субмаргинальных пучков обоих плодолистиков. Субмаргинальные пучки фертильного плодолистика слиты и снабжают семяпочку, поэтому у них сосудистое снабжение семяпочки представлено отдельным пучком, отходящим от проводящей системы основания гинецея.

В связи с далеко зашедшими процессами редукции картина васкуляризации гинецея каркасовых очень сложна для интерпретации функциональной принадлежности сохранившихся пучков, димерности строения гинецея в целом. Исследование проводящей системы гинецея в развитии показало, что на ранних стадиях, так же как и для четко выраженного димерного гинецея *Ulmus*, для *Celtis* характерно образование только двух дорсальных пучков. Остальные проводящие пучки гинецея формируются позже. Наряду с другими признаками это также подтверждает вывод о димерности строения гинецея *Celtis*.

По строению гинецея и его проводящей системы представители каркасовых более близки к высшим семействам порядка *Urticales*, чем к ильмовым. Как и у большинства представителей порядка, гинецей каркасовых в отличие от ильмовых с коротким столбиком и двумя рыльцами; стерильный плодолистик снабжается лишь одним дорсальным пучком; сосудистое снабжение семяпочки представлено самостоятельным проводящим пучком. У ильмовых семяпочка снабжается ветвью, отделившейся от субмаргинальных пучков фертильного плодолистика; в ткани стерильного плодолистика проходят дорсальный и два субмаргинальных пучка.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 11. — Грудзинская И. А. (1967). *Ulmaceae* и обоснование выделения *Celtidoideae* в самостоятельное семейство *Celtidaceae* Link. Бот. ж., 52, 12. — Грудзинская И. А. (1968). Характеристика семейств *Ulmaceae* Mirb. и *Celtidaceae* Link. Нов. сист. высш. раст. Л., Наука. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. М., Мир. — Наумов Н. А., Козлов В. С. (1954). Основы ботанической микротехники. М., Советская наука. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных растений. М.; Л., Наука. —

Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Черник В. В. (1975). Расположение и редукция частей околоцветника и андроцея у представителей *Ulmaceae* Mirbel и *Celtidaceae* Link. Бот. ж., 60, 11. — Черник В. В. (1980). Особенности строения и развития перикарпия представителей семейств *Ulmaceae* и *Celtidaceae*. Бот. ж., 65, 4. — Bechtel A. R. (1921). The floral anatomy of the *Urticales*. Amer. J. Bot., 8. — Eckardt Th. (1937). Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. Nova Acta Leopold., 5, 26. — Eckardt Th. (1938). Das pseudomonomeren Gynoecium. Chron. Bot., 4. — Eichler A. W. (1878). Blüthendiagramme construirt und erlaütert. Leipzig. — Engler A. (1889). *Ulmaceae*. In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3. Abt. 1. Leipzig. — Planchon J. (1873). *Ulmaceae*. In: De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, 17.

Центральный ботанический сад АН БССР,
Минск.

Получено 29 IV 1980.

SUMMARY

The anatomic gynoecium structure in three genera of *Ulmaceae* (*Ulmus*, *Hemiptelea*, *Zelkova*) and two *Celtidaceae* genera (*Celtis*, *Trema*) as well as its morphology in a series of other genera of the both families representatives (*Holoptelea*, *Phyllostylon*, *Parasponia*, *Lozanella*, *Aphananthe*, *Gironniera*) are studied. Two structures of pseudomonomeric syncarpous gynoecium and its vascular system have been established, «Type *Ulmaceae*» and «Type *Celtidaceae*» respectively.

УДК 581.84 : 582.381.2

Р. А. Воронина

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТЕЛЯРНЫХ СТРУКТУР В КОРНЕВЫХ И ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМАХ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *LYCOPODIUM* S. L. (*LYCOPODIACEAE* S. L.)

R. A. VORONINA. A COMPARATIVE ANALYSIS OF THE STELAR STRUCTURES IN ROOT AND SHOOT SYSTEMS IN SOME SPECIES OF THE GENUS *LYCOPODIUM* S. L. (*LYCOPODIACEAE* S. L.)

В побеговых системах *Lycopodium clavatum*, *L. annotinum*, *Diphazium complanatum*, *Huperzia selago* не все стелярные структуры вполне подходят под определение плектостелы, введенное F. Meyer (1924) для характеристики стелы у плаунов. У *Huperzia selago* побеги характеризуются наличием актиностел. Термин «плекстостела» в большей мере применим у родов *Lycopodium* и *Diphazium* к стеле базальных сфер корневых систем, чем к побегам, так как в базальных сферах корневых систем наблюдаются многочисленные анастомозы проводящих тканей и именно они наиболее сходны с побегами. Однако стелярные структуры корневых систем, изучаемые по всей их длине, начиная от основания и до последних тончайших разветвлений, глубоко отличны от структур в побеговых системах тех же видов плаунов. Подтверждается предположение, что корни эволюционно возникли как члены дихотомического ветвления надземных органов. Различия стелярных структур в корневых и побеговых системах объясняются различными функциями этих систем.

Особенности стелярной структуры в корнях плаунов не могут быть охарактеризованы достаточно полно лишь по поперечному срезу отдельного корня, взятого безотносительно к положению в корневой системе. В своей работе мы сопоставили стелярные структуры корневых и побеговых систем плаунов.

Сходство в строении корней и побегов плаунов многократно подчеркивали ряд авторов учебных руководств и специальных исследований. Однако такое сходство устанавливалось при изучении структуры толстых придаточных корней 1-го порядка. Материалы, изложенные в данной статье, побуждают пересмотреть этот вопрос и решить, насколько сходны стелы корневых и побеговых систем плаунов и можно ли их считать идентичными.

Материал и методика исследования

Были изучены побеги *Lycopodium clavatum* L., *L. annotinum* L., *Diphazium complanatum* (L.) Rothm., *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., собранные в естественных популяциях в Калужской обл. Гербарные образцы включены в гербарий Калужского педагогического института им. К. Э. Циолковского. Изменения стелярных структур в системе побегов устанавливали путем изучения срезов, сделанных с помощью бритвы от руки. Срезы обрабатывали сернокислым анилином и заключали в глицерин и глицерин-желатину.

Результаты исследования

Морфологические особенности перечисленных видов достаточно подробно описаны W. Meusel, J. Hemmerling (1969), F. Fukarek (1971), А. П. Хохряковым (1975), В. В. Плотниковым (1977а, б, 1979), В. Р. Филиным (1978). Наши наблюдения совпадают с их данными.

У *L. clavatum*, *L. annotinum* и *D. complanatum* в сформированной системе побегов наблюдается неравнодихотомическое ветвление побегов. По данным K. Härtel (1938), у этих видов в конусе нарастания ветвление происходит первоначально как равнодихотомическое, однако возникшие в результате дихотомии два побега оказываются неравноценными по энергии роста. Лишь в уже сформированной системе ортотропных побегов у *D. complanatum* конечные веточки могут ветвиться равнодихотомически.

У всех исследуемых видов имеется система плагиотропных побегов, от которых отходят придаточные корни и ортотропные системы побегов. И плагиотропные, и ортотропные системы побегов — многолетние. Границы между годичными приростами обнаруживаются по более мелким, прижатым к стеблю филлоидам, которые возникают при образовании зимующих почек. Годичные приросты у *L. clavatum* и *L. annotinum* в условиях Калужской обл., по нашим наблюдениям, могут достигать в среднем 35—40 см. На годичном приросте у этих видов образуется 1—4 придаточных корня.

В системе плагиотропных побегов формируется лидирующий побег — дихоподий, возникающий в результате неравнодихотомического ветвления побегов предшествующих порядков. Этот лидирующий побег обладает неограниченным ростом, который может продолжаться десятки и сотни лет (Филин, 1978). «Боковые» плагиотропные побеги, укоренясь, также могут сохранить способность к неограниченному росту и стать лидирующими.

В результате отмирания старых участков разветвленные лидирующие побеги разъединяются, и таким образом происходит вегетативное размножение.

Ортотропные побеги также ветвятся неравнодихотомически, что выражается в неодинаковой скорости линейного роста и способности к дальнейшему ветвлению. Нарастают ортотропные побеги у *L. clavatum* 3 года, у *L. annotinum* — 7—8 лет, у *D. complanatum* — 8 лет. На третий год у *L. clavatum* более сильные веточки в сформированной ортотропной системе побегов образуют спороносные колоски. У *L. annotinum* это происходит обычно на седьмой-восьмой, а у *D. complanatum* — на восьмой год. После спороношения эти побеги, еще осуществляя 2—3 года функцию фотосинтеза, больше не растут (Плотников, 1979).

У *L. clavatum* и *L. annotinum* в системе плагиотропных и ортотропных побегов последовательные дихотомические ветвления происходят попеременно во взаимно перпендикулярных плоскостях, что особенно хорошо заметно в ортотропных системах. В плагиотропных системах побегов эта правильность искажается вследствие изгиба веточек вверх. У *D. complanatum* в ортотропной системе побегов ветвление перемещается в одну плоскость, в результате чего возникают плоские веточки, похожие на листья. Сходство это усиливается благодаря тому, что их собственные листья сплюснуты в той же плоскости (Хохряков, 1975).

У *H. selago* в результате равнодихотомического ветвления формируется ортотропная система побегов. Придаточные корни, как и у всех прочих видов плаунов, закладываются в апексах побегов, однако поскольку побеги у *H. selago* ортотропные, корни растут вниз внутри самого стебля и выходят наружу там, где стебли погружаются в субстрат.

В соответствии с описанными морфологическими особенностями было изучено анатомическое строение побеговых систем плаунов. Описание анатомического строения для *L. clavatum*, *L. annotinum* и *D. complanatum* дано по следующему плану: 1) системы плагиотропных побегов, 2) системы ортотропных побегов, 3) спороносные побеги. Анатомическое строение *H. selago* описано отдельно.

При изучении анатомического строения всех видов не ограничивались отдельными поперечными срезами. Для получения материала, сравнимого с материалом по корневым системам, были изучены изменения стел в системах побегов. Главное внимание обращали на ксилему, поскольку именно ее расположение определяет общий характер стелы. Ткани, находящиеся снаружи от проводящих, подробно не рассмотрены. Вопрос о наличии и характере эндодермы и перицикла у плаунов остается еще в значительной степени неясным и требует специального исследования. Во многих работах и учебных руководствах (Tiegem, Douliot, 1888; Popham, 1966) указывается на наличие перицикла и эндодермы. Однако специальные тщательные исследования H. Mager (1907) и H. Guttenberg (1943, 1966) привели этих авторов к выводу, что у плаунов нет типичных перицикла и эндодермы и можно говорить лишь об эндодермоидной обкладке.

Плагиотропные побеги *L. clavatum*, *L. annotinum*, *D. complanatum*. В плагиотропном побеге стела имеет дорсовентральный характер. Ксилема образует несколько лент, расположенных одна над другой и параллельно поверхности почвы. Края этих лент составлены протоксилемой. К протоксилемным участкам причленяются листовые следы, состоящие только из ксилемы. Между лентами ксилемы расположены ленты флоэмы. Число лент ксилемы различно, но чаще всего равно четырем (рис. 1, *а—в*).

Эта структура может почти неизменно сохраняться на значительном протяжении побега, нарушаясь под влиянием образования придаточных корней и ветвления побега.

При образовании придаточных корней стела побега увеличивается в поперечнике, трахеиды становятся более широкопросветными. Важные изменения происходят в лентах, расположенных в нижней половине стелы, т. е. на ее вентральной стороне. Края нижней ленты загибаются вниз, отделяются тяжи, которые или сохраняют связь с нижней лентой, или теряют ее. Наиболее интересно поведение протоксилемы. Она перемещается вниз, при этом то расчленяясь на отдельные группы, то образуя сплошную ленту с нижней стороны стелы (рис. 1, *д—к*). Благодаря такому расположению протоксилема может контактировать с теми периферическими группами протоксилемы корня, которые примыкают к ней.

Как известно, в апексе побега плауна созревание элементов метаксилемы сильно запаздывает по сравнению с элементами протоксилемы. Молодой придаточный корень закладывается в апексе побега очень рано, несколько раньше заложения филлоидов. На первых этапах роста корня ни в нем, ни в стебле еще нет созревших элементов метаксилемы, способных обеспечить передвижение веществ. Поэтому на стыке этих молодых органов возникает описанная система протоксилемных путей, связывающая корень с нижней лентой (или двумя лентами) ксилемы стебля. После созревания метаксилемы начинают функционировать анастомозы между всеми лентами ксилемы и корневая система функционально связывается со всеми элементами стелы побега. Если в основании базального участка корня имеются ленты ксилемы, как, например, у *L. annotinum*, то они располагаются параллельно оси побега (рис. 2, *а*).

При ветвлении плагиотропного побега стела изменяется иначе. Она увеличивается в размере, ленты ксилемы вытягиваются в горизонтальном направлении. Несколько сбоку от центра в каждой ленте ксилемы появляются узкопросветные элементы, которые затем сливаются в сплошной слой протоксилемы, расположенный вертикально. Вдоль этого слоя проходят разрыв каждой ленты ксилемы и обособление двух стел, получивших новые группы протоксилемы в местах обособления этих лент (рис. 2, *б—и*).

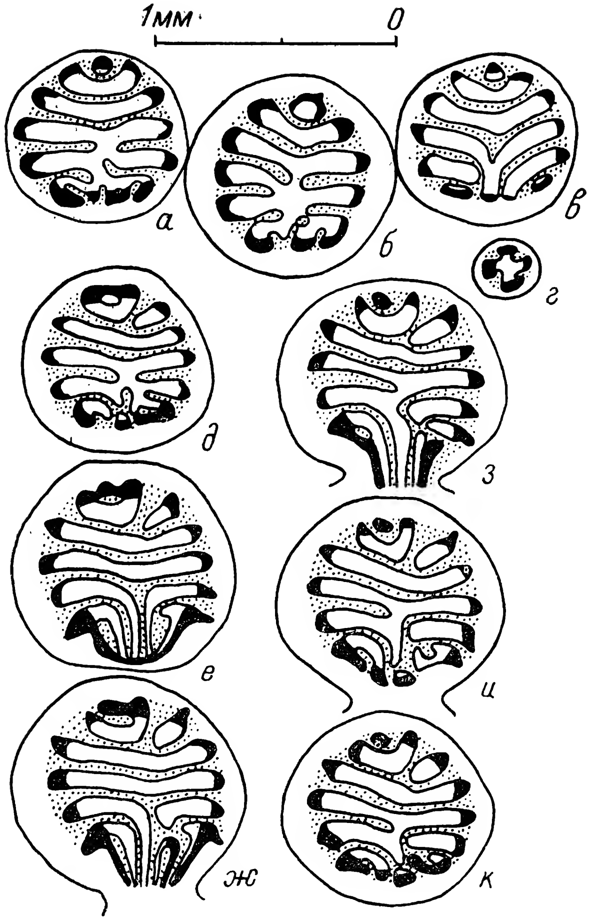


Рис. 1. Стелы плагиотропных побегов на поперечных разрезах. Корнеобразование.

а — *Lycopodium clavatum*; *б* — *L. annotinum*; *в* — *Diphazium complanatum*; *г* — *Huperzia selago*; *д*—*к* — серия поперечных разрезов стелы плагиотропного побега *L. annotinum*, показывающая перестройки тканей около придаточного корня.

Здесь и на рис. 2 и 3 флоэма обозначена точками, протоксилема — черным.

Неравнодихотомическое ветвление при этом находит свое анатомическое выражение в том, что одна дочерняя стела имеет больший объем и большее число ксилемных групп, чем другая. Если побег, обладающий меньшей стелой, переходит к ортотропному росту, то в нем процесс упрощения стелы продолжается, если же он остается плагиотропным и становится лидирующим, то в его стеле может произойти перестройка, приводящая к восстановлению исходного числа групп ксилемы. Таким образом, уменьшение числа групп ксилемы не всегда необратимо.

Ортотропные побеги *L. clavatum*, *L. annotinum*, *D. complanatum*. В системе ортотропных побегов изменения стелы связаны с ветвлением. Так же, как и в плагиотропных системах, неравнодихотомическое ветвление сопровождается образованием стел, имеющих неравный объем и неодинаковое число лент ксилемы. Механизм обособления стел сходен с тем, который описан выше для плагиотропных побегов.

В основании системы ортотропных побегов у всех указанных видов число лент ксилемы уменьшается и расположение их приближается к радиальному, но все-таки можно различить дорсальную и вентральную стороны стелы, особенно в том случае, если побег является лидирующим в данной системе ортотропного побега. Однако с каждым последующим ветвлением стела получает все более радиальную симметрию, одновременно претерпевая упрощение в своей структуре, и особенно быстро это упрощение происходит в «боковых» веточках ортотропного побега.

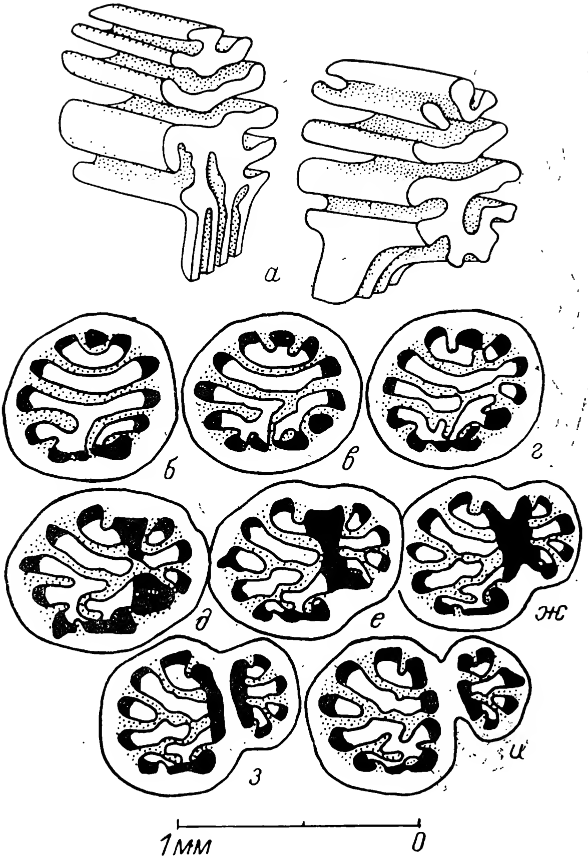


Рис. 2. Схема соединения проводящих тканей корня и побега. Ветвление.

а — объемная схема соединения проводящих тканей корня и побега у *Lycopodium annotinum*, соответствующая изображениям, данным на рис. 1, *д—к*. Для показа перестройки во внутренних тканях схема разделена надвое и ее половины раздвинуты; *б—и* — последовательные изменения стелы плагиотропного побега *L. annotinum* при ветвлении.

По-видимому, имеется определенная корреляция между известной степенью упрощения стелы и способностью перейти к образованию спороносных колосков, поэтому в системе ортотропных побегов, возникших в процессе неравнодихотомического ветвления, только часть побегов образует колоски, другая часть веточек заканчивает свой линейный рост, оставаясь стерильными.

Особый характер изменения стелы прослеживается в ортотропных побегах *D. complanatum*, которые обладают ограниченным ростом, ветвятся в одной плоскости и как бы соответствуют одному плоскому листу (Хохряков, 1975). Отдельные веточки по мере ветвления становятся плоскими, с четырехрядным расположением филлоидов. В этой системе побегов происходит очень сильное упрощение стелы, коррелирующее с ярко выраженным ограниченным ростом (рис. 3, *у—ц*).

Спороносные побеги. Стела спороносного побега имеет упрощенное строение и почти радиальную симметрию. Число групп протоксилемы не совпадает с числом ортостих спорофиллов (например, у *L. annotinum* — 5 групп протоксилемы и 9 ортостих). При этом листовые следы спорофиллов могут отходить от одного или другого краев протоксилемной группы или от ее середины (рис. 3, *а*, *т*).

У *H. selago* плагиотропные побеги образуются вторично, когда полегают основания старых ортотропных побегов. Стела организована гораздо проще, чем у предыдущих видов. Она может иметь четыре участка протоксилемы (рис. 1, *г*), сильно расширенных к периферии, и очень неболь-

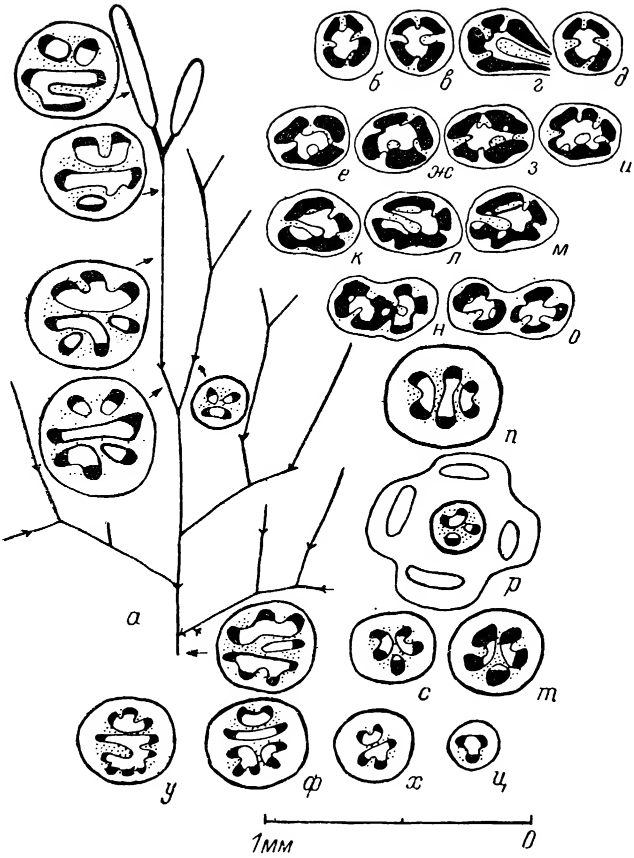


Рис. 3. Стелярное строение ортотропной системы побегов. Корнеобразование и ветвление у *Huperzia selago*.

а — ортотропная система побегов *Lycopodium clavatum* (уменьшение 1 : 2); показаны границы годичных приростов и поперечные разрезы стел на разных уровнях; *б*—*д* — серия разрезов стелы *Huperzia selago* при корнеобразовании; *е*—*о* — серия разрезов стелы при ветвлении у *Huperzia selago*; *п*—*т* — поперечные разрезы стел в ортотропной системе побегов *Lycopodium annotinum* (*п* — базальный участок; *р* — участок вегетативной оси, близкий к апексу, дано изображение поперечного разреза через стебель, видны воздухоносные полости; *с* — участок, прилегающий к спороносному колоску; *т* — ось спороносного колоска); *у*—*ц* — поперечные разрезы стел в ортотропной системе побегов *Diphazium complanatum* (*у* — стела базального участка лидирующей оси; *ф* — участок лидирующей оси, близкий к апексу; *х* — «боковая» веточка в базальной части; *ц* — «боковая» веточка ближе к апексу).

шого объема метаксилему, соединяющую участки протоксилемы. Флоэма занимает выемки между участками протоксилемы. Вся стела очень напоминает стелу корня. От стелы почти перпендикулярно отходят листовые следы, причем от четырех групп ксилемы отходит девять ортостих; отделение листовых следов происходит от краев протоксилемы или от середины ее.

При отхождении придаточного корня у *H. selago* два участка протоксилемы вытягиваются в направлении ответвления корня и от каждого из этих участков ответвляется часть трахеид, переходящая в корень. Между ними в корень от стелы побега отходит и флоэма. Эти группы флоэмы и ксилемы расположены в плоскости поперечного среза корня. Стела корня, не выходя за пределы стебля, поворачивает под углом 90° и тянется вниз в направлении основания побега, а две группы ксилемы сливаются в одну, которая на поперечном срезе имеет полулунную форму. Флоэма повернута к наружной стороне побега. Эта структура совершенно подобна той структуре, которая возникает при отхождении тонкого корня от стелы более толстого корня, обладающей четырьмя группами ксилемы. Таким образом, стела побега ведет себя подобно стеле корня. Придаточный корень у *H. selago* с самого основания имеет такую структуру, которую у вышеописанных видов плаунов можно наблюдать только в самых тонких корнях.

Ветвление стелы в побеге *H. selago* в основных чертах сходно с ветвлением, наблюдаемым у предыдущих видов. Равнодихотомическое ветвление подтверждается анатомически, т. е. возникающие при ветвлении стелы одинаковы (рис. 3, *е—о*).

Обсуждение

Полученный материал позволяет обсудить вопрос о сходстве стелярных структур в корневых и побеговых системах плаунов.

В настоящее время стелу побегов у плаунов определяют как плектостелу. Этот термин был введен F. Meyer (1924). Он определяет плектостелу как пучок из переплетенных трахеальных и лубяных тяжей, образующих объемные сети, причем ранние элементы, чередуясь, проходят по периферии. Исследование он проводил на двух эпифитных видах плаунов — *Lycopodium phlegmaria* и *L. dichotomum*.

Наш материал показывает, что не все стелярные структуры исследованных нами видов плаунов вполне подходят к определению плектостелы в понимании F. Meyer, так как частота анастомозов оказывается очень различной. Эти анастомозы главным образом приурочены к местам ветвления и корнеобразования. Между этими участками проводящие ткани анастомозируют довольно редко. И совсем не подходит под понятие плектостелы стела побега *H. selago*.

В различных учебных руководствах и специальных статьях подчеркивается сходство (или даже идентичность) стелярных структур в корнях и побегах плаунов. Это сходство структур корней и побегов несомненно. Также несомненно и то, что это сходство указывает на архаичность структуры плаунов. Однако для более точного сравнения надо рассматривать не отдельные участки, а проследить закономерность изменения в системах побегов и корней.

В базальной сфере корневой системы расположение ксилемы и флоэмы имеет большое сходство с побегом, и стела этого участка, может быть, больше подходит под определение плектостелы в понимании F. Meyer, чем стела плагиотропного побега этих же видов, потому что здесь происходит более сильное переплетение.

В средней сфере корневой системы стела приобретает совершенно иной характер, который никак не позволяет подвести ее под понятие плектостелы. Ксилема в этой сфере корневой системы обычно состоит из четырех (реже трех) протоксилемных участков, сильно расширенных и соединенных метаксилемой в центре. Эти группы протоксилемы и находящеся между ними группы флоэмы от одного ветвления к другому идут совершенно параллельно, не образуя никаких анастомозов.

Стелы самых тонких корней, в которых группа флоэмы охватывается полулунной (на поперечном разрезе) группой ксилемы с протоксилемными элементами с выпуклой стороны, не имеет аналогии со стелярной структурой любого участка побеговых систем.

Как указано выше, наряду с различием в строении побега и корня плаунов отмечаются также и черты сходства, что считается архаичным признаком этой группы. Однако сходство этих органов позволяет обсудить и другой важный вопрос — эволюционное возникновение корня. Это тем более уместно, что такое сходство обнаруживается только в одной группе высших растений.

Анализ изложенного в статье материала, по нашему мнению, дает дополнительный довод в пользу того представления, что корень в процессе эволюции возник в результате преобразования одного из равнозначных членов дихотомического ветвления. В пользу этого представления можно истолковать: а) раннее заложение придаточных корней в апексе побега; б) флеогенное возникновение корня, при котором в образовании зачатка корня принимают участие паренхимные клетки коры (Guttenberg, 1964); в) направленное косо вперед положение этого зачатка корня; г) большое анатомическое сходство корня и стебля.

Можно допустить, что структурная эволюция побега и корня пошла в разных направлениях в соответствии с функциями этих органов. Морфологическая эволюция корня осуществлялась в направлении приспособления к почвенному питанию. Для корней очень характерно, что ксилема занимает почти всю окружность их сечения: если это отдельные лучи, то с широкими периферическими окончаниями, а в тонких корнях ксилема расположена дугообразно, охватывая узкий тяж флоэмы. Флоэма в толстых и тонких корнях «уходит» в глубь стелы, и это положение в равной степени соответствует принципу витализации, т. е. увеличению поверхности соприкосновения проводящих элементов ксилемы с живыми тканями.

Эволюция стелы в системе побегов шла по другому пути. Возникла плектостела. Вариации плектостелы многочисленны в различных побегах, и требуется специальное исследование, чтобы выявить определенные закономерности и решить, какие структуры являются первичными.

Пока трудно сказать, под влиянием каких факторов возникла плектостела, состоящая из лент ксилемы, расположенных параллельно друг другу и поверхности почвы. Однако такая структура вполне соответствует способу ветвления, при котором «боковые», веточки лидирующего плагиотропного дихоподия расположены по отношению друг к другу во взаимно перпендикулярных плоскостях. Именно при таком ветвлении обеспечивается «отсечение» дочерних стел, имеющих несколько упрощенное строение, по сравнению с «материнской».

Таким образом, на вопрос, какой характер имеют стелярные структуры в корнях, следует ответить, что в базальной сфере по крайней мере у некоторых видов плаунов обнаруживается плектостела. Однако в других сферах корневой системы строение стелы не укладывается в то, что мы понимаем под плектостелой, а строение тонких корней не имеет никакой аналогии с побегами и структура стелы требует специального названия.

Пока не ясно, как следует оценить большое сходство побеговой стелы *H. selago* со стелой корня, следует ли это сходство расценивать как архаичный или как подвинутый признак. Точно так же следует выяснить, первична или вторична та радиальная структура стелы, которой обладают оси спороносных побегов. Если следовать учению Э. Джеффри о консервативных органах, то можно допустить, что радиальная структура является первичной в побеговой системе плаунов. Согласно этому, можно допустить, что лентовидная структура возникла как следствие плагиотропного роста.

Однако возможно и другое предположение, что вторичной может быть упрощенная радиальная структура, в том числе и в спороносных побегах.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров А. Е (1964). Сем. *Lycopodiaceae* и *Huperziaceae*. В кн.: Флора европейской части СССР, 1. Л., Наука, — Плотников В. В. (1977а). Онтогенез и строение спорофита *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (*Huperziaceae*) на Южном Урале. Бот. ж., 62, 7. — Плотников В. В. (1977б). Онтогенез спорофита *Lycopodium annotinum* L. (*Lycopodiaceae*) и структура его популяций. Бот. ж., 62, 8. — Плотников В. В. (1979). Эволюция структуры растительных сообществ. М., Наука. — Хохряков А. П. (1975). Жизненные формы плаунов и некоторые общие вопросы эволюции и системы жизненных форм растений. Ж. общ. биол., 36, 6. — Филин В. Р. (1978). Отдел Плауновидные. В кн.: Жизнь растений, 3. М., Просвещение. — Fukarek F. (1971). Pteridophyta. In: Urania Pflanzenreich, 1. Urania-Verlag. Leipzig etc. — Guttenberg H. v. (1943). Die physiologischen Scheiden. In: Linsbauers Handbuch der Pfl. Anatom., 1, 2. — Guttenberg H. v. (1964). Die Entwicklung der Wurzel. Phytomorphology, 14. — Guttenberg H. v. (1966). Histogenese der Pteridophyten. In: Handbuch der Pfl. Anatom., 7, 2. — Härtel K. (1938). Studien an Vegetationspunkten einheimischer Lycopodien. Beitr. Biol. Pfl., 25. — Mager H. (1907). Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten. Bibl. Botanica, 14, 66. — Meyer F. J. (1924). Die Lycopodium Leitbündel als Leitbündeltypus eigener Art. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 42, 3. — Meusel W., Hemmerling J. (1969). Die Bärlappe Europas. Ziemsen-Verlag. Wittenberg Lutherstadt. — Popham R. A. (1966). Laboratory manual for plant anatomy. C. V. Mosby Company. Saint Louis. — Tiegem Ph. van, Douliot H. (1888). Rechèrches comparatives sur l'origine des membres endogénes dans les plantes vasculaires. Ann. Sci., Nat., Sér. 7, 8.

Московский государственный
педагогический институт им. В. И. Ленина.

Получено 19 VI 1980.

SUMMARY

Not all stelar structures of shoots in *Lycopodium clavatum* L., *L. annotinum* L., *Diphazium complanatum* (L.) Bernh., and *Huperzia selago* quite correspond to the term «plectostele», introduced by Meyer for the stele in *Lycopodium.* The shoots in *Huperzia* have an actinostele. The term «plectostele» is rather suitable for the stele of the basic parts of the root systems in *Lycopodium* and *Diphazium*, than for the shoots in these plants, because there are numerous anastomoses of vascular tissues in these parts of roots, and it is they that are most similar to shoots. However, the stelar structures taken from its base to the thinnest root ends are markedly different as compared to those of the shoot systems. The supposed evolutionary origin of the root and shoot as parts of the dichotomous branching has been confirmed. Differences in stelar structures of root and shoot systems are explained by different functions of these organs.

УДК 581.4 (571.65)

М. Т. Мазуренко

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ *LEDUM PALUSTRE* (*ERICACEAE*) В МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

M. T. MAZURENKO. ONTOMORPHOGENESIS IN *LEDUM PALUSTRE* (*ERICACEAE*) IN THE MAGADAN OBLAST

Исследован онтоморфогенез багульника болотного *Ledum palustre* в Магаданской обл. В экстремальных условиях изменяется течение онтогенеза, усиливается вегетативная подвижность, сокращаются циклы развития побеговых систем при одновременном сокращении интенсивности плодоношения.

Изучение онтоморфогенеза одного и того же вида в различных экологических условиях позволяет наиболее полно выявить изменчивость его жизненной формы и пути адаптации к суровым условиям обитания.

Жизненные формы растений, произрастающих в условиях континентального климата, наиболее изменчивы, примером чего может служить багульник болотный *Ledum palustre* L. в субарктических районах Северо-Востока.

В пределах Магаданской обл., в Охотском и Колымском флористических районах (Хохряков, 1976), распространена разновидность *Ledum palustre* var. *palustre*, приуроченная к каменноберезникам с примесью лиственницы, лиственничникам пойменным, горным и на сфагнуме, ольховникам, ерникам, зарослям кедрового стланика, а также гарям. Кроме этой разновидности, в Колымском флористическом районе (известняковый подрайон) в пойменных лиственничниках иногда встречается более узколистная *L. palustre* var. *angustum* E. Busch., характерная для южной Якутии и среднего Амура. Судя по определениям гербарных образцов в Гербариях ГБС АН СССР и БИН АН СССР, некоторые систематики (В. Н. Ворошилов, А. К. Скворцов и др.) относят эту разновидность к багульнику стелющемуся *Ledum decumbens* Lodd. ex Steud. Как указывает автор разновидности (Буш, 1915), у этой формы узколистность коррелирует с ортотропным ростом. А. И. Толмачев (1953) считает, что это самостоятельный вид. Жизненные формы этих двух разновидностей багульника болотного неотличимы друг от друга.

Багульник стелющийся отличается от багульника болотного не только листьями и цветками, но и жизненной формой. Его ветви всегда имеют плагиотропный рост.

В течение полевых сезонов 1971—1979 гг. полустационарным и экспедиционным методами мы обследовали более 50 популяций багульника болотного. Это позволило выявить оптимальные и экстремальные условия существования вида, его экобиоморфы и изучить течение их онтогенеза.

Выделены следующие экобиоморфы: в оптимальных условиях: 1 — кустарник 40—60 (иногда до 100) см выс., приуроченный к пойменным лиственникам; в экстремальных условиях: 2 — кустарник 20—30 см выс., произрастающий в ерниках; 3 — кустарничек 10—20 (до 30) см выс., произрастающий на склонах северной экспозиции в затенении кедровым стла-

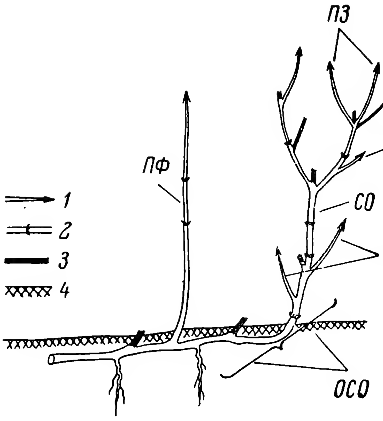


Рис. 1. Основные структурные элементы жизненной формы *Ledum palustre*.

пф — побег формирования, *пз* — побег замещения, *пв* — побег ветвления, *пд* — побег дополнения, *со* — скелетная ось, *осо* — основная скелетная ось.

1 — стрелка указывает направление роста, *2* — граница годичного прироста, *3* — отмершие побеги, *4* — поверхность почвы.

ником; 4 — кустарничек 3—10 см выс., погруженный в сфагнум, характерен для лиственничных редин на сфагнуме.

При описании фаз онтогенеза мы пользовались методикой И. Г. Серебрякова (1964) с некоторыми уточнениями. При описании побегов и их систем мы применяли в основном терминологию, разработанную нами для структурных единиц кустарников (Мазуренко, Хохряков, 1977). Побег формирования (ПФ) — побег усилинного роста — возникает из спящих почек и дает начало развитию системы побега формирования (СПФ). Побеги ветвления (ПВ) — побеги, вырастающие из пазушных почек, покоящихся не более одного сезона. У багульника болотного они появляются большей частью после того, как рост материнского побега заканчивается, т. е. в результате симподиального ветвления. Среди ПВ имеется несколько разновидностей. Замещающие ПВ — побеги, продолжающие развитие СПФ; по окончании роста они становятся скелетными осями, в свою очередь замещаясь более высоким порядком ПВ. Эфемерные ПВ живут только один год, играют роль ассимиляторов. Слабые ПВ — это долго (5—10 лет) нарастающие ПВ. Их отличительной чертой являются маленькие размеры розеточных приростов. Побеги дополнения (ПД) возникают из спящих почек, покоившихся более двух лет, и дают начало развитию системы побега дополнения (СПД). В отличие от ПФ они никогда не имеют усиленного роста. ПД так же, как и ПВ, могут быть эфемерными и слабыми, долго нарастающими.

Скелетные оси (СО) возникают на базе побегов формирования и побегов ветвления. Это трехлетние и более старые, постепенно утолщающиеся побеги. Наиболее крупные скелетные оси — основные скелетные оси (ОСО) — стволики. У багульника они всегда симподиальны, составлены несколькими порядками побегов ветвления (рис. 1).

Фазы онтогенеза выделены нами на основе изменения побеговых систем, их усложнения, появления в течение онтогенеза ПФ, ПД и их систем. Мы учитывали также признаки, не влияющие значительно на изменение облика жизненной формы: размеры генеративных органов, листьев, почек, число цветков в соцветии и др., но им отводилась второстепенная роль.

Мы исследовали онтогенез экобиоморфы 1 в окрестностях г. Магадана в пойменном лиственничнике. Проростки и молодые растения встречаются здесь преимущественно на галечниках ручьев, на склонах дорожных насыпей и вдоль тропинок.

В онтогенезе выделены следующие фазы: I — нарастание первичного побега (ПП) — 4—5 лет; II — кущение, длится с 5- до 25-летнего возраста; III — ветвление СПФ, укоренение СО, начало формирования клона — с 25 до 40 лет; IV — клонирование, распадание растения на парциальные кусты — 40 лет и более (рис. 2).

I фаза. Первичный побег несет 2 светло-зеленые семядоли и 2—3 настоящих листа, светло-зеленых, мягких на ощупь, иногда с заостренными концами, у некоторых из них края слегка загнуты вниз. В конце вегетации семядоли засыхают, но не опадают. Листья уходят под зиму

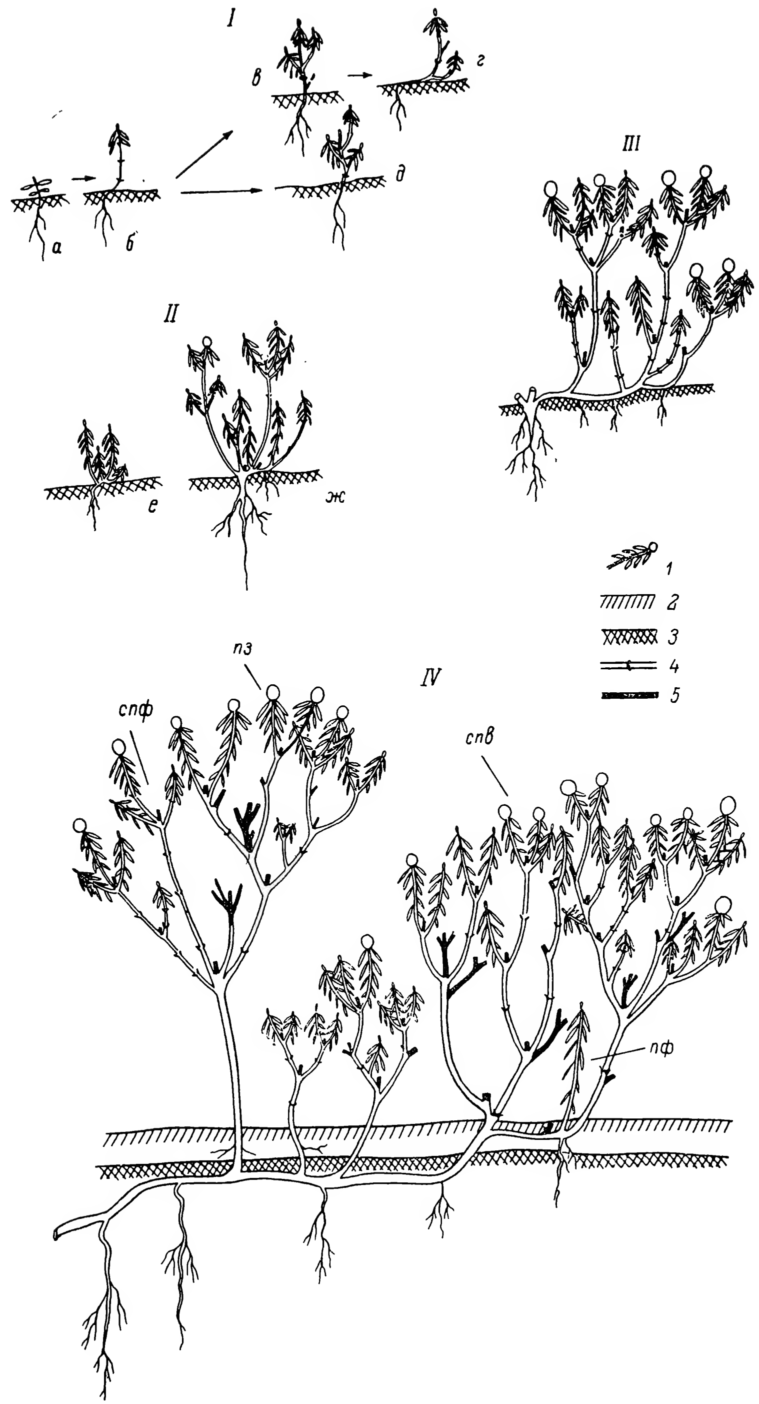


Рис. 2. Фазы онтогенеза *Ledum palustre*.

I — первая фаза (*а* — проросток, *б* — моноподиальное нарастание первичного побега, *в* — развитие системы первичного побега, *г* — полегание на почву основания системы первичного побега, *д* — отмирание верхушки первичного побега); *II* — вторая (*е* — куст в начале фазы, *ж* — куст в конце фазы); *III* — третья (начало формирования парциального куста); *IV* — четвертая фаза (парциальный куст); *спф* — система побега формирования, *спв* — система побега ветвления, остальные обозначения как на рис. 1.

1 — годичный побег в конце цикла, *2* — моховая поверхность, *3* — поверхность почвы, *4* — граница годичного прироста, *5* — отмершие побеги. Листья изображены только на последнем приросте.

зелеными, иногда отмирают и так же, как и семядоли, остаются на стебле засохшими. Корень разветвляется до трех порядков.

В течение 3—5 лет ПП дает постепенно возрастающие приросты. Увеличиваются число листьев и их размер (табл. 1). Листья с годами теряют мезоморфную структуру, становятся жесткими, сероватыми. Их края сильно загибаются вниз. В конце вегетации они повисают вдоль побега, обнажая верхушечную конусовидную почку размером до 1 мм. Пазушные почки еле просматриваются. Листья живут 2—3 года, затем опадают, оголяя нижнюю часть ПП.

По мере образования новых приростов первые 1—2 полегают, поэтому высота вертикальной части растения не превышает 3 см (рис. 2, *I*, *б*, *в*).

ТАБЛИЦА 1

Основные параметры экобиоморфы 1 *Ledum palustre* в I фазе онтогенеза

Возраст, лет	Длина побега, мм	Прирост, мм	Лист		Длина корня, мм
			число на приросте	длина и ширина, мм	
1	1—2	1—2	2—3	3×1	10
2—3	5—7	2—3	2—3	4×3	15—20
3—5	20—30	3—5	3—4	5×3	30—40

Иногда ПП моноподиально ветвятся, образуя 1—2 боковых побега, которые всегда уступают в росте терминальному. Обычно они эфемерные или нарастают 2—3 года, после чего отмирают до основания. Случается, что боковые побеги полегают вместе с основанием ПП (рис. 2, *I*, *г*).

Если у растения отмирает верхушечная почка, то боковой побег, ближайший к верхушке, лидирует, продолжая развитие системы первичного побега (СПП). Почки на плагиотропной части ПП увеличиваются. Две-три из них дают начало побегам формирования. Начинается кущение (рис. 2, *II*, *е*).

II фаза. Сначала ПП возвышается над молодым ПФ, но через 1—2 года последний обгоняет его в росте. ПП быстро деградирует и отмирает. Иногда отмирает только его верхушка, а нижняя часть остается живой и входит в зону кущения. У самых сильных растений ПФ возникают еще на 2—3-м году жизни растения. Одновозрастные растения разнообразны по структуре. Одни насчитывают всего 3—4 ПФ, длина которых не превышает 10 мм, другие имеют 1—2 ПФ длиной 15—20 мм. Первые ПФ обычно после 2—3 лет роста отмирают почти до основания. Живыми остаются только их нижние приросты (10—15 мм). Так же, как и основание ПП, они входят в зону кущения, в которой возникают все новые ПФ. Зона кущения расширяется до 2 мм. В ней из более крупных спящих почек (они покоились не менее 5 лет) появляются новые ПФ, которые обгоняют в росте предыдущие, увеличиваясь до 10 см. Последующие приросты каждого ПФ всегда меньше первого — 2—3 см. Рядом с крупными ПФ вырастают слабые, длиной не более 3 см. Одни из них эфемерные, другие нарастают 3—4 года, давая розеточные (0.5—1 см) приросты. Обычно в кустиках бывает от 5 до 10 ПФ. От их числа зависит компактность куста. На самых крупных побегах до 7—9 листьев, самые большие из которых (17×4 мм) в начале роста едва загнуты вниз. На ПФ могут появляться, как правило, эфемерные, реже ди-трициклические ПД. ПФ может моноподиально ветвиться. Боковые ПВ во всем похожи на ПД.

Основания ПФ, расположенных по краям куста, опускаются на 1—2 см (рис. 2, *II*, *ж*), а те, что находятся в центре, остаются ортотропными. На 15—20-м году жизни начинается цветение. Рост самых крупных ПФ завершается формированием 3—7-цветкового зонтика. После цветения на последнем под соцветием приросте из пазушных почек вырастают 1—3 замещающих ПВ. Более крупные из них ди-трициклические, продолжают нарастание СПФ, другие — либо эфемерные, либо нарастающие до 5—7 лет. Такие побеги дают ежегодно очень маленькие розеточные приросты, не превышающие 0.5 см. Они заканчивают рост будучи открытыми нецветущими, после чего полностью отмирают.

Нижние участки СПФ, расположенные по краям кустика, опускаются все больше, иногда на 10 см, и укореняются. Придаточные корни тонкие, не более 1 см. ПД и ПВ, выросшие на полегшей части, становятся ортотропными и могут ветвиться, достигая высоты материнской СПФ.

III фаза. Образование новых ПФ в центре куста прекращается. Самые крупные СПФ с полегшим и укорененным ПФ продолжают ветвиться, разрастаясь в стороны от центра куста. Листья увеличиваются до размеров, свойственных взрослым растениям, на годичном приросте их может насчитываться до 15.

Уже в конце первого года видно, какие из замещающих побегов будут продолжать развитие СПФ, а какие — играть лишь роль ассимиляторов. Первые — более крупные, ди-трициклические, в основном закрытые; вторые — открытые, живут от 1 до 5 лет. Замещающие ПВ редко ветвятся моноподиально. Боковые побеги на них, как и ПД, вырастают по одному, уступая в росте замещающим. Часто они эфемерные или живут несколько лет, затеняются кроной куста и в конце концов отмирают. Цветение усиливается, возрастает число соцветий, их размер. Самые крупные из них насчитывают до 15 цветков.

Плагиотропная часть СПФ продолжает удлиняться, так как вслед за ПФ полегают первые порядки замещающих ПВ. Их укоренение ускоряется, часто укореняются уже 3—4-летние приросты. Расстояние между корнями и ассимилирующими побегами, таким образом, сокращается, тем самым усиливаются ток воды и минеральное питание. Центральная корневая система все более отдаляется от ассимилирующих побегов (рис. 2, *III*). Размеры растений и их отдельных органов достигают максимальной величины, свойственной виду в данных экологических условиях (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Основные параметры парциальных кустов взрослых растений *Ledum paiustre*

№ экобиоморфы и место ее обитания	Замещающий побег ветвления			Число замещающих побегов	Ортотропная часть парциального куста		
	прирост, см	длина побега, см	продолжительность роста, лет		высота, см	возраст, лет	число порядков ветвления
1. В пойменных лиственничниках	3—5	7—15	2—4	3—7	40—60	20—40	7—10
2. В ерниках	2—3	3—10	2—5	3—5	20—30	10—30	5—9
3. На северных склонах в затенении	0.5—1.0	1—10	1—10	1—3	10—20	1—15	1—3
4. Погруженная в сфагнум	0.5—1.0	1—7	1—7	1—2	3—6	7—10	1—2

IV фаза. Высота СПФ остается более или менее постоянной, так как с образованием новых замещающих ПВ идет последовательное полегание нижних. К 40—50-летнему возрасту, когда длина плагиотропных участков СПФ увеличивается до 1 м, центральная корневая система отмирает. После этого отмирают первые побеги куста и весь он распадается на несколько (в зависимости от числа СПФ) парциальных кустов. Иногда это только одна СПФ и, следовательно, один парциальный куст. Так как вместе с центральной корневой системой разрушается и ПФ, парциальный куст теперь структурно представляет собой только систему побегов ветвления — СПВ (рис. 2, *IV*). Он имеет ортотропную часть, состоящую из более или менее определенного числа порядков замещающих побегов, и плагиотропную, состоящую из многолетних ПВ, которые стали скелетными осями.

Процесс нарастания и полегания замещающих побегов в основании ортотропной части куста продолжается. Образование все новых придаточных корней ведет к ослаблению старых придаточных корней и скелетных осей, а затем — к их отмиранию. Парциальный куст находится в движении и равновесии, постепенно нарастая к периферии и отмирая в центральной части. Таким путем он медленно «отползает» от места, где когда-то находилась центральная корневая система.

Вегетативно-подвижные кусты багульника, находящиеся в одной и той же заросли, весьма разнообразны. Рядом с крупными, до 1 м выс., растут слабые, сжатые с боков и затененные кусты высотой не более 30 см.

Слабый, низкий куст по мере движения может попасть на свободное или более освещенное место, что способствует увеличению куста. И наоборот, у крупного куста, попадающего в затенение, сокращаются размеры и число вновь образующихся метамеров. От интенсивности освещения зависит и цикличность побегов. Крупные побеги — ди-трициклические, а в затенении длительность их нарастания увеличивается и одновременно уменьшаются размеры приростов. На освещенных местах иногда происходит моноподиальное ветвление, а в мутовке при этом может быть до 10 замещающих побегов; слабые побеги не ветвятся моноподиально и в мутовке у них всего 2—3 замещающих побега.

В прямой зависимости от величины кустов и их освещенности находятся размеры соцветий. На крупных побегах соцветия многоцветковые, имеют до 130 цветков, а на мелких — в соцветиях 10—20 цветков.

Ветвление побегов преимущественно симподиальное. По окончании цикла закрытого побега, после цветения, ему на смену из верхних почек прошлогоднего прироста вырастает новая мутовка, а материнский побег становится скелетной осью.

В мутовке лидируют 2—3 побега, они и дают очередной порядок скелетных осей. Остальные ПВ мутовки обычно открытые, отмирают в 1—2-летнем возрасте, играют роль побегов обрастания или в течение 3—6 лет дают розеточные приросты, не превышающие 1 см. В этом случае побеги могут быть закрытыми с многоцветковыми соцветиями или открытыми. По окончании цикла независимо от того, был побег закрытым или открытым, весь побег отмирает, реже отмирает только верхушка, а на живой части из почек верхнего прироста появляются 1—2 замещающих слабых ПВ.

В верхней ортотропной части — вееровидной кроне куста — может быть до 50 молодых ПВ. Одновременно с образованием новых побегов идет быстрое отмирание старых. В результате на высоте 10—20 см от поверхности почвы остаются живыми только 3—4 скелетные оси. Из них половина через несколько лет отмирает, остаются живыми наиболее крупные 1—2 ОСО. Они изгибаются в основании и стелются по почве, покрываются листовым опадом и зарастают мхами на глубину до 10 см. ОСО по всей длине укореняются, самые крупные корни имеют длину до 20 см, они находятся у проксимального конца ОСО, более мелкие — 3—4 см дл. — располагаются по всей ее длине. Между корнями вырастают пучки нитевидных всасывающих корешков, которые пронизывают как верхний почвенный слой, так и моховой покров. На плагиотропных погруженных ОСО в первой половине июня могут вырасти новые ПФ, начало которым дают спящие почки. Обычно пробуждается несколько почек. Одни из них гибнут в самом начале развития, из других образуются небольшие этиолированные побеги, которые вскоре также погибают, не пробиваясь на дневную поверхность, и только одна или две почки дают ПФ и СПФ. Новый ПФ характеризуется крупными размерами и ортотропным направлением роста.

По всей длине он покрыт крупными (30×15 мм) листьями. У многих из них края еле загнуты и по форме очень сходны с листьями багульника крупнолистного. ПФ может моноподиально ветвиться, боковые побеги ветвления возникают по одному. На 2—3-й год рост ПФ заканчивается, на верхушке его формируется многоцветковый зонтик, под которым возникает мутовка из 4—7 крупных замещающих побегов. Их рост длится 2—3 года и у большинства заканчивается формированием соцветий. Замещающие побеги второго и следующих порядков быстро отстают в росте. Ветвление СПФ идет так же, как и у материнской СПВ, но с той разницей, что у СПФ первые побеги отличаются бóльшими размерами, которые затем быстро уменьшаются, тогда как размеры замещающих побегов материнской СПВ остаются более или менее постоянными. Это объясняется тем, что ПФ остается ортотропным и не укореняется.

В СПФ может быть до 7 порядков ПВ, и к 10—15 годам она отмирает (Мазуренко, Антропова, 1973). Встречаются СПФ, у которых на 2—3-й годы основного цикла ПФ полегает в основании и укореняется. При этом стабилизируются размеры дочерних ПФ и они с годами не уменьшаются, оставаясь равными ПВ материнского растения. Вслед за ПФ полегают на грунт и укореняются ПВ первых порядков. СПФ ответвляется в сторону от материнского куста, и с годами, когда ее плагиотропные участки увеличиваются более чем на 30 см, она может отделиться как самостоятельный парциальный куст, не отличимый внешне от материнского.

Увеличение размеров спящих почек и их прорастание на погруженных в мох скелетных осях часто наблюдаются и осенью, в сентябре, когда рост побегов парциального куста давно закончился. Но в данном случае молодые побеги с наступлением заморозков гибнут, не выходя на дневную поверхность. По всей вероятности, это явление аналогично тому, которое наблюдала М. В. Сенянинова-Корчагина (1954) у багульника болотного на европейском Севере, и оно, по всей видимости, связано с проявлением древних черт, свойственных растениям, происходящим из областей с теплым климатом.

На восходящей части куста вырастают ПД, как правило, открытые. Как и раньше, большинство из них эфемерные, другие долго нарастают. Если ПД попадает на освещенное место, его приросты резко увеличиваются, не отличаясь от приростов замещающих побегов. ПД начинает ветвиться, и вместе с ветвями материнской системы он полегает на почву и укореняется основанием.

Плагиотропная часть СПД год от года отдаляется от материнского куста и со временем приобретает самостоятельность.

Если ПВ (боковой или замещающий) долго нарастает, затеняется и полегает на почву, он так же, как и ПД, укореняется. Это приводит к увеличению его приростов, он начинает ветвиться и может, как и СПД, превратиться в самостоятельный парциальный куст. В заросли кустарников материнские и дочерние кусты внешне ничем друг от друга не отличаются. Вегетативно-подвижные парциальные кусты не старятся, обновляясь за счет придаточной корневой системы, все время следующей за растущими ветвями. Стареющие кусты мы не обнаружили. Некоторые кусты, сжатые и затененные соседними, отмирают. Но это явление, по всей видимости, связано только с конкурентными отношениями особей в растительном сообществе.

Начальные фазы онтогенеза экобиоморфы 1 в исследуемом нами районе проходят так же, как и на европейском Севере (Grevillius, Kirchner, 1923; Солоневич, 1956).

В работе В. Г. Колищука (1970) для Львовской обл. у багульника болотного выделено 5 возрастных периодов: 1 — рост только главной оси; 2 — образование только кустовидных растений; 3 — завершение формирования и рост скелетных осей; 4 — рост в фазе клона; 5 — отмирание осей и деградация поколения материнского растения. К сожалению, мы не можем провести сравнительного анализа возрастных периодов, выделенных Колищуком (1970), и фаз онтогенеза багульника болотного в Магаданской обл., так как Колищук не дает характеристики периодов и не указывает их длительность. Вполне вероятно, что первые 4 периода аналогичны нашим I—VI фазам. Что касается пятого возрастного периода, то мы ни разу не наблюдали деградацию всего поколения материнского растения. По-видимому, и в лесах Львовской обл. старение кустов — также очень редкое явление, так как Колищук (1970: 180) пишет: «Постоянное нарастание осей вершинами и их укоренение придаточными корнями обеспечивает большую продолжительность жизни скелетных осей без видимого снижения интенсивности роста». На отсутствие старения кустов багульника в Карелии указывает Н. Г. Солоневич (1956), а в Московской обл. — И. Г. Серебряков (1962).

На зарастающих гарях, особенно на южных склонах, высота кустов багульника значительно больше — 100—120 см. Во время пожара вся надземная масса обгорает, а ОСО полностью или частично остаются живыми. От них отрастают многочисленные СПФ. Уже спустя 5 лет после пожара образуются чистые густые заросли багульника. Молодые СПВ полегают основаниями, укореняются и дают начало парциальным кустам.

Пожары действуют на багульник обновляюще. То же явление свойственно и *Rhododendron dauricum* L. в лесах Сибири (Смирнов, 1968) и *Rh. parvifolium* Adams в Якутии (Мазуренко, 1980).

Онтогенез экобиоморфы 2 мы изучали в окрестностях залива Одян Ольского р-на Магаданской обл. в ернике южной экспозиции. Под пологом *Betula middendorfii* Trautv. et Mey. багульник образует сплошные заросли. В онтогенезе выделены следующие фазы: I — нарастание первичного побега, 1—7 лет; II — кущение, с 7- до 30-летнего возраста; III — ветвление СПФ, начало формирования клона, с 30- до 60-летнего возраста; IV — жизнь в виде клона, с 60 лет и более.

Первые две фазы онтогенеза экобиоморфы 2 в сравнении с экобиоморфой 1 идут медленнее.

I фаза. Растения отличаются от экобиоморфы 1 меньшими размерами и листьями с сильно завернутыми краями.

II фаза. Идет так же, как у экобиоморфы 1, но растения имеют более кустовидный облик и большее число (4—7) ПФ. До цветения сменяется не менее трех порядков СПФ.

III фаза. Механизм образования парциальных кустов такой же, как у экобиоморфы 1, но процесс идет медленнее, до 60-летнего возраста.

IV фаза. Вегетативно-подвижные парциальные кусты во всем подобны таковым экобиоморфы 1, но высота кустов и размеры отдельных органов, а также их число всегда меньше (табл. 2). СПВ и СПД полегают на поверхность почвы чаще, что связано с меньшими размерами растений.

Новые парциальные кусты возникают в основном из полегших ПВ и ПД. СПФ образуются крайне редко, а если и появляются, то уже с самого начала полегают, их дальнейшее развитие не отличается от СПВ и СПД. Засыхающие ортотропные СПФ нами не обнаружены, так же как и стареющие кусты и клоны.

Экобиоморфа 3 наблюдалась в окрестностях пос. Снежная Долина в 30 км к северу от г. Магадана. Багульник вместе с *Rhododendron aureum* Georgi растет на северном склоне, под пологом *Pinus pumila* (Pall.) Regel. Кусты багульника сильно затенены, находятся на расстоянии от 0.5 до 2 м друг от друга. Проростки и молодые растения встречаются неподалеку от взрослых — на моховинах, а также на песчаных отмелях горных ручьев.

Фазы онтогенеза экобиоморфы 3 : I — рост ПП, с 1 по 5 годы жизни; II — ветвление СПП, полегание и укоренение побегов, 5—20 лет; III — обособление парциальных кустов; подфаза а — достижение размеров взрослых растений, 20—40 лет, б — жизнь в виде клона, с 40 лет и более.

I фаза. Первичный побег нарастает до 3—5 лет, одновременно его нижняя часть (до 1 см) полегает. Он несет листья с еле завернутыми краями, ярко-зеленые, нежные на ощупь. Плагиотропная часть ПП быстро увеличивается и укореняется, белые тонкие придаточные корни формируются по всей ее длине. Верхушка ПП отмирает. На последнем его живом приросте возникает замещающий побег.

II фаза. Замещающий побег иногда ветвится. Боковой побег очень маленький, 0.3—0.5 мм, большей частью эфемерный. Замещающий побег уже на 2—3-й годы жизни становится плагиотропным, приподнимаются только 1—2 его последних прироста. С каждым новым порядком размеры монокарпических побегов и годичных приростов увеличиваются. Например, ПВ третьего порядка достигают 10 мм, ди-трициклические, несут 4—5 листьев, наибольший из которых имеет размеры 10×4 мм. Листья остаются мягкими на ощупь, с еле завернутыми краями. Растение приобретает форму экобиоморфы 1 в III фазе, но в данном случае идет развитие СПП. Кроме того, число побегов и размеры растений всегда уступают экобиоморфе 1.

Реже встречаются растения, проходящие фазу кущения. В этом случае на 4—8 годы жизни на плагиотропной части ПП появляются 1—2 ПФ. Первые 1—2 года они ортотропные, затем подобно ПП полегают и начинают ветвиться в сторону от СПП, которая деградирует или ветвится рядом с дочерней СПФ. Образуется небольшой кустик, почти распластанный на почве. На 2—3 годы ПФ могут отмереть, в этом случае лидирует СПП и онтогенез продолжается так, как если бы фазы кущения не было.

Придаточная корневая система удлиняется, и часто молодые растения, не достигшие размеров взрослых, в 20-летнем возрасте разбиваются на самостоятельные парциальные кусты.

III фаза. Дальнейшее развитие идет так же, как у экобиоморф 1 и 2. В подфазе а происходит последовательное увеличение числа монокарпических побегов, приростов, стабилизируются их размеры. Листья с сильно завернутыми вниз краями достигают размеров взрослых — 15×2 мм. Начинается цветение. Первые соцветия несут не более 10 цветков.

В подфазе б парциальные кусты достигают размеров, свойственных взрослым растениям. Плагиотропные скелетные оси протягиваются вниз по склону на 1 м и более. У экобиоморфы 3 в отличие от других экобиоморф скелетные оси утолщаются не более чем до 0.5 см. Обычно они скрыты под моховым покровом. Восходящая часть насчитывает 1—3 порядка замещающих побегов. Цветение всегда слабое, у большинства побегов открытое. В соцветии 5—10 цветков. Из одного-трех замещающих побегов один или два продолжают нарастание СПВ и с годами становятся осями. Остальные — эфемерные или долго нарастающие, иногда до 15 лет. Так как приросты всегда маленькие, абсолютная длина такого побега не превышает 10 см.

Молодые побеги, как и скелетные оси, всегда тонкие. Но если ветви парциального куста попадают в просветы между кедровым стлаником, размеры их увеличиваются, достигая 20—30 см, как у экобиоморфы 2. Усиливается цветение, возрастает число замещающих побегов. При глубоком затенении размеры сильно сокращаются.

Экобиоморфа 3 относится к жизненной форме лесного стланика (Мазуренко, 1978). Кроме затенения, угнетающим фактором здесь (на Северо-Востоке СССР) является зарастание побегов мхами или лишайниками. Лишайники угнетают кусты, многие из которых гибнут.

Экобиоморфа 4, приуроченная к обитаниям на сфагнуме, широко распространена в Магаданской обл. Особенно часто она встречается в континентальных районах в долинных и горных лиственничниках на сфагнуме. Жизненную форму экобиоморфы 4 мы изучали в окрестностях пос. Кулу Тенькинского р-на Магаданской обл., на стационаре «Контакт» в сфагновом лиственничнике в долине р. Итрикан.

Проростки и молодые растения на сфагнуме не встречаются. Все растения этой экобиоморфы всегда представлены взрослыми, вегетативно-подвижными кустами. Бóльшая часть парциальных кустов погружена в сфагнум. Над сфагновым покровом ветвятся молодые побеги, которые ежегодно нарастают верхушкой и в то же время погружаются в сфагнум основаниями. Над его поверхностью возвышаются только последние 1—2 порядка побегов высотой 3—6 см. На краю сфагнового лиственничника высота кустов больше, до 20 см. Здесь у их надземной части бывает до 4 порядков побегов. Побеги всегда тонкие, покрыты маленькими (7×1 мм), типично эрикоидными листьями. К осени листья становятся ржаво-коричневыми и прижимаются к побегу, с началом следующей вегетации они обычно опадают. Нарастание побегов может длиться до 7 лет. Их абсолютная длина не превышает 6 см, так как приросты чаще всего небольшие, розеточные. Так же часто встречаются малолетние побеги, отмирающие на 2—3-й годы жизни. Большинство побегов открытые, реже рост побегов заканчивается формированием соцветия, имеющего не более 10 цветков. По краю сфагновых лиственничников побеги закрытого типа встречаются чаще, в самых крупных соцветиях может быть до 30 цветков. По окончании роста побег часто отмирает полностью или замещается одним или двумя дочерними. Из двух замещающих один продолжает развитие куста, тогда как второй вскоре отмирает. 5—6-летние части — это главным образом основания нарастающего побега — зарастают сфагнумом. Встречаются кустики, у которых из спящих почек у поверхности сфагнума вырастают 1—2 ПФ. После 2—3 лет нарастания они начинают ветвиться. Новая СПФ часто подавляет рост материнского куста, вскоре отмирающего. Мы отмечали, что часто материнский куст и дочерняя СПФ равновелики и не угнетают друг друга. ПФ может возникнуть на скелетных осях в верхнем горизонте сфагнума. Тогда его первый прирост этиолированный, покрыт чешуевидными листьями. На 2-й год он выходит на поверхность и дает настоящие листья.

По мере погружения в сфагновый покров скелетные оси укореняются по всей длине. Они остаются вертикальными, уходя в глубь на 10—15 см, т. е. на высоту сфагновой подушки. Под ней они горизонтальны, протягиваются не менее чем на 40 см. Сверху вниз от поверхности моховой подушки число скелетных осей убывает. Горизонтально вытянута обычно только одна основная скелетная ось. Ее толщина не превышает 5 мм.

Верхушечное нарастание парциальных кустов с одновременным погружением их скелетных осей в сфагнум идет без признаков старения. Молодые побеги обновляются с помощью придаточных корней вырастающих уже на 2—5-летних приростах. Все погруженные части парциального куста укореняются.

Такая форма роста характерна и для багульника, произрастающего на болотах европейской части СССР (Серебряков, Чернышева, 1955; Солоневич, 1956, 1970), но размеры растений и другие параметры сильно меняются.

Из вышеуказанного можно заключить следующее.

В онтогенезе экобиоморф в оптимальных условиях обитания побеговые системы багульника болотного последовательно усложняются: в I фазе идет развитие СПП, во второй — основной единицей морфогенеза становится СПФ. По мере формирования клона (III и IV фазы) основной единицей становится СПВ, а СПФ и СПД факультативны.

В экстремальных условиях обитания (затенение, похолодание, угнетание сфагнумом) фаза кущения может отсутствовать. Основной единицей морфогенеза является СПВ. СПД факультативна, а СПФ отсутствует.

С усилением экстремальных факторов уменьшаются размеры отдельных органов, как вегетативных, так и генеративных, увеличивается вегетативная подвижность, ускоряются смены побеговых систем, сокращаются циклы развития. Процессы нарастания—отмирания интенсифицируются в ряду экобиоморф, начиная с оптимальных условий обитаний и кончая экстремальными (Мазуренко, Хохряков, 1976).

Экобиоморфы оптимальных условий обитания можно отнести к жизненной форме кустарника, а экстремальных — кустарничка.

Первые три экобиоморфы — лесные стланики (Мазуренко, 1978). Но степень влияния лесного ценоза на перечисленные экобиоморфы различна. Наиболее выражена она у экобиоморфы 3. Главным формирующим фактором для экобиоморфы 4 является сфагновый субстрат.

ЛИТЕРАТУРА

Буш Е. (1915). Сем. *Ericaceae* В кн.: Флора Сибири и Дальнего Востока. Пг. — Колищук В. Г. (1970). Стелющиеся древесные растения (эколого-морфологический анализ). Докт. дис. БИН АН СССР. Л. — Мазуренко М. Т. (1978). О жизненных формах стелющихся лесных растений. Бот. ж., 63, 4. — Мазуренко М. Т. (1980). Рододендроны Дальнего Востока (структура и морфогенез). М., Наука. — Мазуренко М. Т., Антропова Г. Л. (1973). Основные циклы трех форм багульника болотного с берегов Байкала и из окрестностей Магадана. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, ДВНЦ АН СССР. — Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. (1976). Ускорение развития побеговых систем как форма приспособления растений к условиям Арктики. Тез. докл. VIII симп. «Биологические проблемы Севера». — Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. (1977). Структура и морфогенез кустарников. М., Наука. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1954). Некоторые данные о ритмах развития вечнозеленых полукустарников. Уч. зап. ЛГУ, 166, сер. геогр. наук, 9. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. М., Высшая школа. — Серебряков И. Г. (1964). Жизненные формы растений и их изучение. В кн.: Полевая геоботаника. М., Наука. — Серебряков И. Г., Чернышева М. Б. (1955). О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных вересковых. Бюл. МОИП, отд. биол., 2. — Смирнов А. В. (1968). К экологии даурского рододендрона в сосново-лиственничных лесах Средней Сибири. Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 2.— Солоневич Н. Г. (1956). Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав и кустарничков. В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее основание, 3. Л., Наука. — Солоневич Н. Г. (1970). Эколого-биологическая характеристика растений. В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л., Наука.— Толмачев А. И. (1953). К познанию евразиатских видов рода. Бот. мат. герб. Бот. инст., 15. — Хохряков А. П. (1976). Материалы к флоре южной части Магаданской области. В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток, Изд. ДВНЦ АН СССР. — Grevillius A. J., Kirchner O. (1923). *Ericaceae—Empetraceae*. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart. Ulmer., 4, 1.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 7 V 1979.

SUMMARY

Ontomorphogenesis in *Ledum palustre* from the Magadan Oblast has been investigated. Under extreme conditions the course of ontomorphogenesis is changed, the vegetational mobility is increased , and the developmental cycle of shoot systems is shortened alongside with the simaltaneous reduction of fruiting.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 (571.511)

В. В. Украинцева, Ю. П. Кожевников

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ РАЙОНА НАХОДКИ ТАЙМЫРСКОГО МАМОНТА (ЮГО-ВОСТОЧНЫЙ ТАЙМЫР, р. БОЛЬШАЯ ЛЕСНАЯ РАССОХА)

V. V. UKRAINTSEVA, JU. P. KOZHEVNIKOV. THE VEGETATIONAL COVER IN THE AREA OF THE TAIMYR'S MAMMONTH FIND (SOUTH-EASTERN TAIMYR, GREAT FORESTED RASSOKHA RIVER)

Охарактеризован растительный покров. Приведен список сосудистых растений, насчитывающий 156 видов; дан краткий анализ флоры.

Район исследования расположен в 20—25 км к северо-западу от Ары-Маса[1] — самого северного на Земле лесного массива. Флора, растительность и природные условия этого уникального лесного островка (протяженность его вдоль р. Новой около 25, ширина — 1—4 км) теперь уже достаточно хорошо изучены («Ары-Мас», 1978). Изучены также флора и растительность в устье р. Захаровой Рассохи (Варгина, 1976) — левобережного крупного притока р. Новой.

Исследованная территория лежит в зоне тундр (см. рисунок). Низменный правый берег р. Большой Лесной Рассохи — северо-западный форпост ареала лиственницы Гмелина в этом районе. Здесь на опушках ольховника отдельные экземпляры *Larix gmelinii* достигают 1.5—1.6 м выс., 10—12 см в диам., плодоносят. На левом, высоком берегу она встречается уже только в виде куртин стланика.

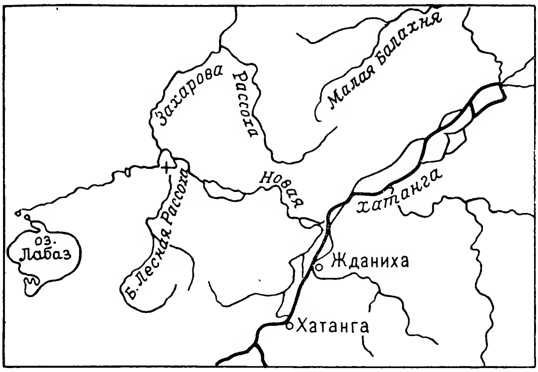
Ступенчатость рельефа, установленная для района Ары-Маса (Белорусова, 1978), прослеживается отчетливо и в окрестностях р. Большой Лесной Рассохи: в рельефе здесь выражены три надпойменные террасы.

В отложениях II (16—20 м) надпойменной террасы были обнаружены останки мамонта. О находке стало известно в конце июля 1977 г. Место находки — в 10—12 км от устья р. Большой Лесной Рассохи (72°35′ с. ш., 101°10′ в. д.). Проведя раскопки летом 1978 г., профессор Н. К. Верещагин извлек из этих отложений череп с хорошо сохранившимся хоботом, кожей и шерстью, правую переднюю и левую заднюю ноги и сочлененные с ними мускульные ткани. Другие части погибшего животного при разрушении террасы, вероятно, совсем недавно были унесены водами реки. Останки мамонта залегали в слое вечномерзлых песков в 1.5 м выше маркирующего горизонта торфа, отчетливо прослеживающегося по простиранию террасы.

В связи с этой находкой и были проведены ботанические исследования. Отряд Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), возглавляемый В. В. Украинцевой, в конце июля—августе 1978 г. произвел изучение отложений, вмещающих останки мамонта, и современной флоры и растительности окрестностей района этой

---

[1] Ары-Мас — в переводе с долганского «Лесной остров», или «малый лес».



Местонахождение района исследования (*крестик*).

находки. Как и в предыдущей статье (Украинцева, Кожевников, 1979), определение большей части гербарного материала и установление флористических соотношений произвел Ю. П. Кожевников, не принимавший участие в полевых исследованиях. Площадь, охваченная маршрутными исследованиями, составляет около 50 км². На ней собрано 156 видов высших растений (список приведен ниже) и установлены следующие основные типы растительного покрова: кустарниковые тундры, разнотравно-кустарничковые тундры, пятнистые тундры, валиково-полигональные болота, пойменные кустарники. Наиболее широко в районе исследования распространены кустарниковые тундры, приуроченные к II и III надпойменным террасам, и валиково-полигональные болота, приуроченные к пойме и понижениям вокруг озер I и II надпойменных террас. Разнотравно-кустарничковые и пятнистые тундры развиты фрагментарно.

Низкокустарниковые (ерниковые) тундры — наиболее обычная растительность в этом районе. В зависимости от мезо- и микрорельефа, степени увлажнения и других факторов различаются две категории этих тундр: мелкокочкарные ерниковые пушициево-осоковые (с *Eriophorum polystachyon* и *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*) и крупнокочкарные ерниковые осоково-пушициевые.

Ценозообразователем в обоих случаях является *Betula nana* ssp. *exilis* с участием *Salix alaxensis*, *S. reptans*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Cassiope tetragona*. Мелкокочкарные ерниковые пушициево-осоковые тундры, как правило, менее заболочены, тогда как крупнокочкарные заболочены сильно. Набор представителей цветковых растений с обилием sp состоит из *Calamagrostis holmii*, *Poa arctica*, *Hierochloë pauciflora*, *Tofieldia coccinea*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Pedicularis albolabiata*, *P. lapponica*, *Lagotis glauca* ssp. *minor* и др.

Разнотравно-кустарничковые тундры представлены тремя категориями: кассиопово-разнотравно-дриадовые, дриадово-кассиоповые и кассиопово-бруснично-багульниковые.

Кассиопово-разнотравно-дриадовые тундры распространены фрагментарно по склонам южной и юго-восточной экспозиций II надпойменной террасы левого берега реки. На плоских бугорках размером 0.80—0.90×0.65—0.80 м доминирует *Dryas octopetala* ssp. *punctata*. Кустарники и кустарнички представлены низкорослой *Betula nana* ssp. *exilis*, *Salix glauca* (спорадически), *Cassiope tetragona*, *Arctous alpina*, *Empetrum nigrum*; между бугорками встречается *Pyrola grandiflora*. Из однодольных редко по трещинам отмечены *Poa arctica*, *P. pratensis* ssp. *alpigena*, *Festuca brachyphylla*, *Kobresia myosuroides*, *Tofieldia coccinea*, *Lloydia serotina*. Состав двудольных из разнотравья довольно разнообразен: *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *Stellaria ciliatosepala*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta* ssp. *ellipticum*, *Polemonium boreale*, *Hedysarum hedysaroides*, *Astragalus umbellatus*, *Oxytropis nigrescens*, *Pedicularis oederi*, *P. capitata*, *P. amoena*, *Saxifraga hieracifolia*, *Pachypleurum alpinum*, *Armeria maritima* ssp. *arctica*, *Valeriana capitata*, *Antennaria villifera*, *Artemisia arctica*.

Дриадово-кассиоповые тундры являются вариантом вышеохарактеризованного типа тундр, отличаясь от него тем, что в них меньшую роль играют представители разнотравья.

Кассиопово-бруснично-багульниковые тундры распространены фрагментарно. Ценозообразователями являются *Cassiope tetragona*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens* с участием *Betula nana* ssp. *exilis*. В сложении травяно-кустарничкового яруса участвуют *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* (плодоносит), *V. uliginosum* ssp. *microphyllum* (плодоносит), изредка *Empetrum nigrum*, *Poa arctica*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *Pedicularis oederi*, *Pedicularis* sp., *Cardamine pratensis*, *Artemisia arctica*. Напочвенный ярус составлен из зеленых мхов и кустистых лишайников.

Пятнистые тундры, являющиеся широко распространенным типом растительности в Ары-Масе (Норин, 1978), на исследованной территории занимают небольшие площади. Это сказывается на малом разнообразии флоры данного района, поскольку пятнистые тундры, как правило, выделяются среди прочих плакорных тундр повышенным флористическим богатством, возникающим из-за разнообразия условий обитания. В этих тундрах встречаются *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga cernua*, *Oxytropis nigrescens*, *Hedysarum hedysaroides*, *Pedicularis capitata*, *Salix arctica*, *S. pulchra*, *Luzula confusa* и другие виды — не доминанты. Доминируют все те же дриада, голубика, багульник, шикша, кассиопея, а также *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*.

Валиково-полигональные болота широко представлены в пойме, на I надпойменной террасе правобережья, днищах спущенных озер и в понижениях вокруг озер II и III надпойменных террас левобережья. Преобладают более или менее сырые полигоны размером 10×10 м, 10×12 м, реже встречаются полигоны размером 10×20 м. Ценозообразователем внутри полигона является *Carex aquatilis* ssp. *stans* с участием *C. rariflora*, *C. chordorrhiza*, *C. fuscidula*, *Eriophorum polystachyon*, *Juncus arcticus*. Изредка встречаются *Comarum palustre*, *Saxifraga hirculus*, *Pedicularis albolabiata*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Salix reptans*. Большинство видов, таких как *Betula nana* ssp. *exilis*, *Cassiope tetragona*, *Pyrola* sp. (вегет.), *Calamagrostis holmii*, *Arctagrostis latifolia*, *Equisetum variegatum*, *Lagotis glauca* ssp. *minor* и некоторые другие представители разнотравья, приурочено к менее переувлажненным валикам. На одном валике были встречены несколько довольно угнетенных, но цветущих экземпляров *Orthilia obtusata*. Эти болота наиболее широко распространены в Ары-Масе; их подробная характеристика дана Б. Н. Нориным (1978).

Пойменные и прибрежные кустарники представлены ивняковыми, ивняково-ерниковыми, ерниковыми и ольховниковыми зарослями.

Пойменные ивняки и ерники занимают значительные площади в пойме, на I надпойменной террасе и в прирусловых нижних частях склонов притоков р. Большой Лесной Рассохи. Они сложены в основном *Salix lanata* при участии иногда и других видов (например, *Betula nana* ssp. *exilis*). Для этих сообществ характерен широкий набор видов травяно-кустарничкового яруса, состоящий из *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Equisetum arvense*, ssp. *boreale*, *Bromopsis pumpelliana*, *Calamagrostis holmii*, *Festuca brachyphylla*, *Polygonum viviparum*, *P. laxmannii*, *Cerastium maximum*, *Astragalus umbellatus*, *Hedysarum hedysaroides*, *Oxytropis nigrescens*, *Polemonium boreale*, *Pedicularis oederi*, *Pedicularis* sp., *Parnassia palustris*, *Arctous alpina*, *Antennaria villifera*. Местами кустарничковый ярус состоит исключительно из *Vaccinim uliginosum* ssp. *microphyllum* при единичном участии *Cerastium maximum*, *Stellaria ciliatosepala*, *Polygonum viviparum*, *Pedicularis verticillata*, *Valeriana capitata*. Зеленые мхи в напочвенном ярусе встречаются исключительно редко.

Ольховниковые заросли с участием *Salix lanata*, *S. pulchra*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* представлены на правобережье р. Большой Лесной Рассохи небольшим массивом, напоминающим своими очертаниями на фоне преобладающих здесь нанополигональных тундр и болот небольшой островок. Протяженность его около 1 км, а ширина — не более 100 м. *Alnus fruticosa* достигает здесь 2—2.5 м выс. По опушке массива встречаются отдельные экземпляры *Larix gmelinii*. Под пологом кустарников и кустарничков травяной покров угнетен. Лишь на лужайках обильно растут *Parnassia palustris*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*.

Ниже приводится список сосудистых растений района находки таймырского мамонта (27 VII—25 VIII 1978).

Equisetum arvense L. ssp. *boreale* (Bong.) Tolm.
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr
Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. ssp. *arctica* (Tolm.) A. et D. Löve
Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.
Sparganium hyperboreum Laest.
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.
H. pauciflora R. Br.
Alopecurus alpinus Smith
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal
A. latiflolia (R. Br.) Griseb.
Calamagrostis holmii Lange
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv. ssp. *orientalis* Hult.
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.
Poa arctica R. Br.
P. glauca Vahl
P. pratensis L. ssp. *alpigena* (Blytt) Hiit.
P. pratensis ssp. *colpodea* (Th. Fries) Tzvel.
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.
Phippsia concinna (Th. Fries) Lindeb.
Festuca auriculata Drob.
F. brachyphylla Schult. et Schult. fil.
F. rubra L. ssp. *arctica* (Hack.) Govor.
F. vivipara Smith
Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub
Elymus sajanensis (Newski) Tzvel. ssp. *villosus* (V. Vassil.) Tzvel. (*Roegneria villosa* V. Vassil.)
Eriophorum polystachyon L.
E. scheuchezeri Hoppe
E. vaginatum L.
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.
Carex aquatilis Wahlenb.
C. aquatilis ssp. *stans* (Drej.) Hult.
C. bigelowii Torr. ex Schwein. ssp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Löve
C. chordorrhiza Ehrh.
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.
C. rariflora (Wahlenb.) Smith
C. rotundata Wahlenb.
C. tripartita All.
C. vaginata Tausch ssp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch.
Juncus arcticus Willd.
J. biglumis L.
J. longirostris Kuvajev
Luzula arctica Blytt (*L. nivalis* (Laest.) Spreng.)
L. confusa Lindeb.
L. wahlenbergii Rupr.
Tofieldia coccinea Richards.
Lloydia serotina (L.) Reichenb.
Salix alaxensis Cov.
S. arctica Pall.
S. glauca L.
S. hastata L.
S. lanata L.
S. nummularia Anderss.
S. polaris Wahlenb.
S. pulchra Cham.
S. reptans Rupr.
Betula nana L. ssp. *exilis* (Sukacz.) Hult.
Alnus fruticosa Rupr.
Oxyria digyna (L.) Hill
Rumex arcticus Trautv.
R. graminifolius Lamb.
Polygonum bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky
P. laxmannii Lepech.
P. viviparum L.
Stellaria ciliatosepala Trautv.
S. crassifolia Ehrh.
S. edwardsii R. Br.
S. peduncularis Bunge
Cerastium jenisejense Hult.
C. maximum L.
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.
M. rubella (Wahlenb.) Hiern
Lychnis sibirica L. ssp. *samojedorum* Sambuk
Melandrium affine (J. Vahl ex Fries) J. Vahl
Gastrolychnis violascens Tolm.
Caltha arctica R. Br.
Delphinium cheilanthum Fisch.
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch
Ranunculus borealis Trautv.
R. lapponicus L.
R. nivalis L.
R. pygmeus Wahlenb.
Papaver lapponicum L.
P. pulvinatum Tolm.
P. radicatum Rottb.
Eutrema edwardsii R. Br.
Cardamine bellidifolia L.
C. pratensis L.
Arabis petraea (L.) Lam. ssp. *septentrionalis* (N. Busch) Tolm.
A. petraea ssp. *umbrosa* (Turcz.) Tolm.
Parrya nudicaulis (L.) Regel
Sisymbrium polymorphum (Murr.) Roth
Draba parvisiliquosa Tolm.
Saxifraga bronchialis L. ssp. *funstonii* (Small) Hult.
S. cernua L.
S. foliolosa R. Br.
S. hieracifolia Waldst. et Kit.
S. hirculus L.
S. hyperborea R. Br.
S. nelsoniana D. Don
Chrysosplenium alternifolium L. ssp. *tetrandrum* (Lund) Hult.
Parnassia palustris L.
Rubus chamaemorus L.
Comarum palustre L.
Dryas octopetala L. ssp. *punctata* (Juz.) Hult.
Potentilla stipularis L.
Rosa acicularis Lindl.

Astragalus alpinus L. ssp. *arcticus* Hult. (*A. subpolaris* Boriss. et Schischk.)
A. alpinus ssp. *borealis* Ju. Kozhevn.
A. frigidus (L.) A. Gray
A. umbellatus Bunge
Oxytropis arctica R. Br. ssp. *taimyrensis* Jurtz.
O. deflexa (Pall.) DC.
O. nigrescens (Pall.) Fisch.
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell.
Empetrum nigrum L.
Hippuris vulgaris L.
Pachypleurum alpinum Ledeb.
Pyrola grandiflora Radius
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.
Ledum palustre L. ssp. *decumbens* (Ait.) Hult.
Cassiope tetragona (L.) D. Don
Andromeda polifolia L.
Arctous alpina (L.) Niedenzu
Vaccinium uliginosum L. ssp. *microphyllum* Lange
V. vitis-idaea ssp. *minus* (Lodd.) Hult.
Diapensia lapponica L. ssp. *obovata* (Fr. Schmidt) Hult.
Androsace septentrionalis L.
Armeria maritima (Mill.) Willd. ssp. *arctica* (Cham.) Hult.
Polemonium boreale Adams
Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk. et Serg.
Eritrichium sericeum (Lehm.) DC.
E. villosum (Ledeb.) Bunge
Thymus serpyllum L.
T. serpyllum var. *jacuticus* Serg.
Lagotis glauca Gaertn. ssp. *minor* (Willd.) Hult.
Pedicularis albolabiata (Hult.) Ju. Kozhevn.
P. amoëna Adams ex Stev.
P. capitata Adams
P. lapponica L.
P. oederi Vahl
P. sceptrum-carolinum L.
P. verticillata L.
Pinguicula villosa L.
Valeriana capitata Pall. ex Link
Aster sibiricus L.
Erigeron eriocephalus J. Vahl
Antennaria villifera Boriss.
Matricaria phaeocephala (Rupr.) Stefanss. (*Tripleurospermum phaeocephalum* (Rupr.) Pobed.)
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.
Artemisia arctica Less.
A. furcata Bieb.
A. tilesii Ledeb.
Nardosmia frigida (L.) Hook.
Senecio congestus (R. Br.) DC. (*S. arcticus* Rupr.)
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.

От флоры урочища Ары-Мас, насчитывающей 256 видов (Варгина, 1978), исследованная нами флора отличается более чем на 100 видов; от флоры нижней части р. Захаровой Рассохи, по данным Н. Е. Варгиной (1978), насчитывающей 178 видов, отличается уже значительно меньше. Можно предположить, что флора выявлена не совсем полно, но ее значительная обедненность по сравнению с флорой Ары-Маса не вызывает сомнений, хотя Ары-Мас расположен только в 20—25 км от района исследования.

Бедность флоры обусловлена монотонностью рельефа. Ландшафт в районе — типично тундровый, хотя в пойме имеются массив ольховника и даже деревца лиственницы по его краю. Флора — также типично тундровая. Весьма характерно, что наличие лиственницы не сопровождается обилием бореально-лесных видов. Их насчитывается всего 8 (5%). Несколько больше бореально-гипоарктических видов — 14 (менее 10%). Сугубо гипоарктических видов насчитывается 22 (14%), т. е. столько же, сколько и преимущественно бореальных. Настоящих арктических видов — всего 2 (нам представляется, что во многих опубликованных работах число арктических видов обычно преувеличивается за счет арктоальпийских). Преобладают в приведенном списке арктоальпийцы — их 108 (почти 70%).

В экологическом отношении флору составляют преимущественно мезофиты — 99 видов (около 64%). Ксерофиты и мезоксерофиты представлены 20 видами (13%), а гидромезофиты, гигро- и гидрофиты — 35 видами (23%). Во всех экологических группах преобладают арктоальпийцы, среди которых мезофитов — 79, ксеро- и мезоксерофитов — 13, гидромезо-, гигро- и гидрофитов — 16 видов.

Если сопоставить приведенные данные с данными по флоре района киргиляхского мамонтенка в верховьях р. Колымы (флора была выявлена тем же исследователем), то мы получим интересную информацию. И там, и здесь число мезофитов приблизительно одинаково (64 и 65%), но роль видов более или менее ксероморфного и гигроморфного склада прямо противоположна. Отличие в том, что в колымской флоре преобладают бореальные виды, а в таймырской — арктоальпийские.

Таким образом, наличие мезофитов не может служить экологическим критерием различия североборельных и арктических флор. Таким критерием, по-видимому, может выступать относительная роль ксеро- и гигроморфной фракций флоры.

ЛИТЕРАТУРА

Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность. (1978). Л., Наука. — Белорусова Ж. М. (1978). Геология и геоморфология. В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность. Л., Наука. — Варгина Н. Е. (1976). Флористические материалы из бассейна реки Хатанги (юго-восточный Таймыр). Вестн. ЛГУ, 21, биология, 4. — Варгина Н. Е. (1978). Флора сосудистых растений. В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность. Л., Наука. — Норин Б. Н. (1978). Растительный покров урочища Ары-Мас. В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность. Л., Наука. — Украинцева В. В., Кожевников Ю. П. (1979). Растительный покров района находки киргиляхского мамонтенка (верховья Колымы). Бот. ж., 64, 8.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 V 1980.

УДК 581.84 : 581.45 : 582.6/.9

В. К. Василевская, А. А. Бутник

ТИПЫ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ЛИСТЬЕВ ДВУДОЛЬНЫХ (К МЕТОДИКЕ АНАТОМИЧЕСКОГО ОПИСАНИЯ)

V. K. VASILEVSKAYA, A. A. BUTNIK. THE TYPES OF THE ANATOMICAL STRUCTURE OF THE DICOTYLEDON LEAVES (A CONTRIBUTION TO THE METHOD OF ANATOMICAL DESCRIPTION)

Для унификации и конкретизации названий при описаниях анатомической структуры приведена характеристика основных типов листьев по строению мезофилла и распределению проводящих пучков. По наличию специализированной хлорофиллоносной кранцткани типы объединены в две группы: некранцевую и кранцевую.

Лист является наиболее изученным и интенсивно изучаемым органом растений. Анатомы-экологи обращаются к листьям в связи с чуткой реакцией размеров их тканей на изменение условий обитания, анатомы-систематики — в связи с наличием диагностических признаков, анатомы-физиологи — в связи с выполнением листом важнейших жизненных функций: транспирации, дыхания, фотосинтеза.

Накоплено огромное число описаний листьев растений разных систематических групп. Однако, несмотря на обилие детальных описаний внутреннего строения листьев, их трудно использовать, например, в сравнительной анатомии, так как в большинстве работ не дана обобщенная характеристика листа, не определен тип его анатомического строения. В некоторых случаях тип листа назван неправильно.

Под типом анатомического строения листа мы понимаем определенное расположение ассимиляционной, проводящей, водоносной тканей относительно продольной и поперечной плоскостей листа и друг друга.

В учебниках и практикумах по анатомии растений[1] А. Д. Имса, Л. Г. Мак-Даниэльса (1935), Ф. Н. Крашенинникова (1937), Л. А. Иванова (1939), В. Л. Комарова (1941), С. И. Ростовцева (1948), Н. С. Воронина (1953), Н. С. Киселевой (1971) приведены описания и рисунки различных по анатомическому строению листьев растений, но их типы не названы.

---

[1] Перечисленные учебники и практикумы широко известны, поэтому в список литературы не включены.

В учебниках О. Л. Вальтера и З. А. Чижевской (1937), И. П. Бородина (1938), А. А. Яценко-Хмелевского (1961), В. Г. Хржановского, С. Ф. Пономаренко (1979) описаны и названы дорзивентральный[2] и изолатеральный типы листьев, последним считается лист, у которого палисадная паренхима расположена с обеих сторон. Яценко-Хмелевский (1961) выделяет третий тип мезофилла, состоящий из гомогенных паренхимных клеток, но не называет его.

В. Г. Александров (1966) описывает дорзовентральный тип и изолатеральный, который имеет одинаковое строение мезофилла как на верхней, так и на нижней стороне листа. На рисунке (№ 177, с. 252) в качестве примера изолатерального листа приведен лист с палисадной паренхимой на обеих сторонах.

В. Ф. Раздорский (1949) считает термин «изолатеральный» неудачным и называет листья с одинаковым мезофиллом на абаксиальной и адаксиальной сторонах эквифациальными. Автор указывает, что строение некоторых листьев близко к радиальному. Термины «эквифациальный лист», т. е. имеющий с обеих сторон однотипную эпидерму и мезофилл, и «унифациальный» — листья круглые или уплощенные с боков, встречаются в «Ботанике» А. Е. Васильева, Н. С. Воронина, А. Г. Еленевского, Т. И. Серебряковой (1978). Там же плоский лист независимо от типа мезофилла назван «бифациальным».

В учебнике, написанном В. Х. Тутаюк (1972), названы дорзовентральный и изолатеральный типы листьев, у последнего мезофилл слагается из однотипной хлоренхимы, не дифференцированной на палисадную и губчатую ткани. В качестве примера приведен лист из рода *Chlorophytum* с мезофиллом, целиком состоящим из губчатой паренхимы.

К. Эсау (1969) выделяет три типа листьев: дорзивентральный, изолатеральный с палисадной паренхимой на обеих сторонах и центрический как модификацию изолатерального.

Следовательно, существуют разные толкования термина изолатеральный (равносторонний) лист. В учебниках Вальтера и Чижевской (1937), Раздорского (1949), Яценко-Хмелевского (1961), Александрова (1966) и Эсау (1969) изолатеральным назван лист с палисадной паренхимой на обеих сторонах, а у Тутаюк (1972) — лист с губчатой паренхимой на обеих сторонах.

М. Д. Голышева (1973), изучая листья *Salicaceae*, выделяет пять основных типов листовой пластинки по строению мезофилла и расположению гиподермы: изолатеральный с двухсторонней гиподермой, изопалисадный с нижней гиподермой, билатеральный с нижней гиподермой, изопалисадный (изолатеральный) без гиподермы, билатеральный без гиподермы. При этом, как видно по приведенным рисункам, под билатеральным листом подразумевается дорсивентральное расположение мезофилла; изолатеральным и изопалисадным названы листья, мезофилл которых сплошь состоит из палисадных клеток; в изолатеральном листе гиподерма расположена с обеих сторон листа, а в изопалисадном либо отсутствует, либо имеется только на нижней стороне листа. Нечетко определен и центрический тип листа.

Для унификации и конкретизации названий типов анатомического строения листьев мы даем определение известных нам основных типов листьев двудольных, что не исключает при появлении дополнительного фактического материала описания новых.

Так как основной функцией листа является фотосинтез, определение типа анатомического строения листа должно быть основано на строении мезофилла и распределении обслуживающих его проводящих пучков;

---

[2] В настоящее время принято написание «дорсивентральный» по словарю М. Э. Кирпичникова, Н. Н. Забинковой (1977); «дорзо-» и «дорзивентральный» мы пишем при употреблении такого написания авторами.

все остальные признаки строения могут использоваться для выделения более мелких группировок в пределах типа.

Мезофилл листьев может быть однородным — палисадным или губчатым, а также смешанным; он может включать специализированную ткань, состоящую из кубических хлорофиллоносных клеток. Эти клетки впервые описал G. Haberlandt (1884), назвав их «Kranz» клетками, у видов *Cyperaceae*, где они окружают проводящие пучки. Он же предсказал возможность различия в деятельности хлоропластов кранцклеток и других клеток мезофилла.

При изучении большого разнообразия растений выяснилось, что расположение специализированных хлорофиллоносных клеток и их контакт с проводящими пучками у разных видов осуществляются различными способами. Е. В. Вознесенская (1974) называет эту ткань «корончатой» обкладкой независимо от ее расположения — по периферии листа или вокруг проводящих пучков. Кранцклетки в настоящее время обнаружены у представителей 11 семейств двудольных, список которых, возможно, увеличится (Магомедов, 1974; Carolin et al., 1978, и др.).

Работами многих авторов установлено, что наличие хлорофиллоносной обкладки из кубических клеток связано с особым типом фотосинтеза C_4, отличающегося от обычного цикла Кальвина — C_3. Обзор обширной литературы по этому вопросу сделан Ю. С. Карпиловым (1970), Г. М. Магомедовым (1974), Е. В. Вознесенской (1976).

В настоящее время в мировой литературе термин «кранц» применяется как определение в широком смысле: при описании микроструктуры, физиологических и биохимических процессов («кранцклетки», «кранцструктура», «кранцевый тип фотосинтеза», «кранцевые виды») и предполагает наличие специализированной хлорофиллоносной ткани и особый тип фотосинтеза.

В сводке C. Metcalfe, L. Chalk (1957) по отношению к мезофиллу листьев из разных семейств употребляются термины дорсивентральный, изобилатеральный, гомогенный и центрический. Изобилатеральными авторы называют листья с палисадной паренхимой на обеих сторонах как без обкладки (*Acantholimon glumaceum*), так и листья рода *Atriplex* (*Chenopodiaceae*), *Tribulus alatus* (*Zygophyllaceae*), имеющие кранцобкладку. Хотя эти авторы и отмечают, что листья маревых имеют специфичную обкладку, которую H. Moser (1934) называет «Kranz» структурой, однако центрическими они называют как листья родов *Kochia*, *Salsola* (*Chenpodiaceae*), имеющие кранцобкладку, так и рода *Acantholimon* (*Plumbaginaceae*), не имеющие таковой. Исходя из современного уровня знаний о кранцобкладке и фотосинтезе типа C_4, R. Carolin с соавторами (1975, 1978) провели обследование листьев семейства маревых на наличие кранцобкладки и гиподермы, а также сравнение хлоропластов в клетках обкладки и палисадной паренхимы. Аналогичная сводка по сем. *Chenopodiaceae* приведена в работе Вознесенской (1976). Carolin et al. (1975) выделяют 9 типов строения листьев маревых, называя их по родам, и делят их на две группы: некранцевую (аксироидный, астробассиоидный, неокохиоидный, симпегмоидный, кориспермоидный типы) и кранцевую (атрипликоидный, кранц-сведоидный, кохиоидный, сальзолоидный). В связи с тем, что кранцклетки определяют новый качественный этап фотосинтезирующей функции листа, считаем такое деление правомочным не только для маревых, но и для всех двудольных.

Carolin et al. (1975) приводят схему возможных путей эволюции типов листьев в семействе маревых. Однако авторы учли не все встречающиеся в семействе маревых типы листьев; называть тип строения листа по названию рода неудачно, название анатомического типа листа должно содержать в себе его краткую гистологическую характеристику.

По анатомическому строению мезофилла и распределению проводящих пучков листья двудольных прежде всего можно подразделить на две большие группы — с некранцевым и кранцевым строением, каждая из которых включает несколько типов.

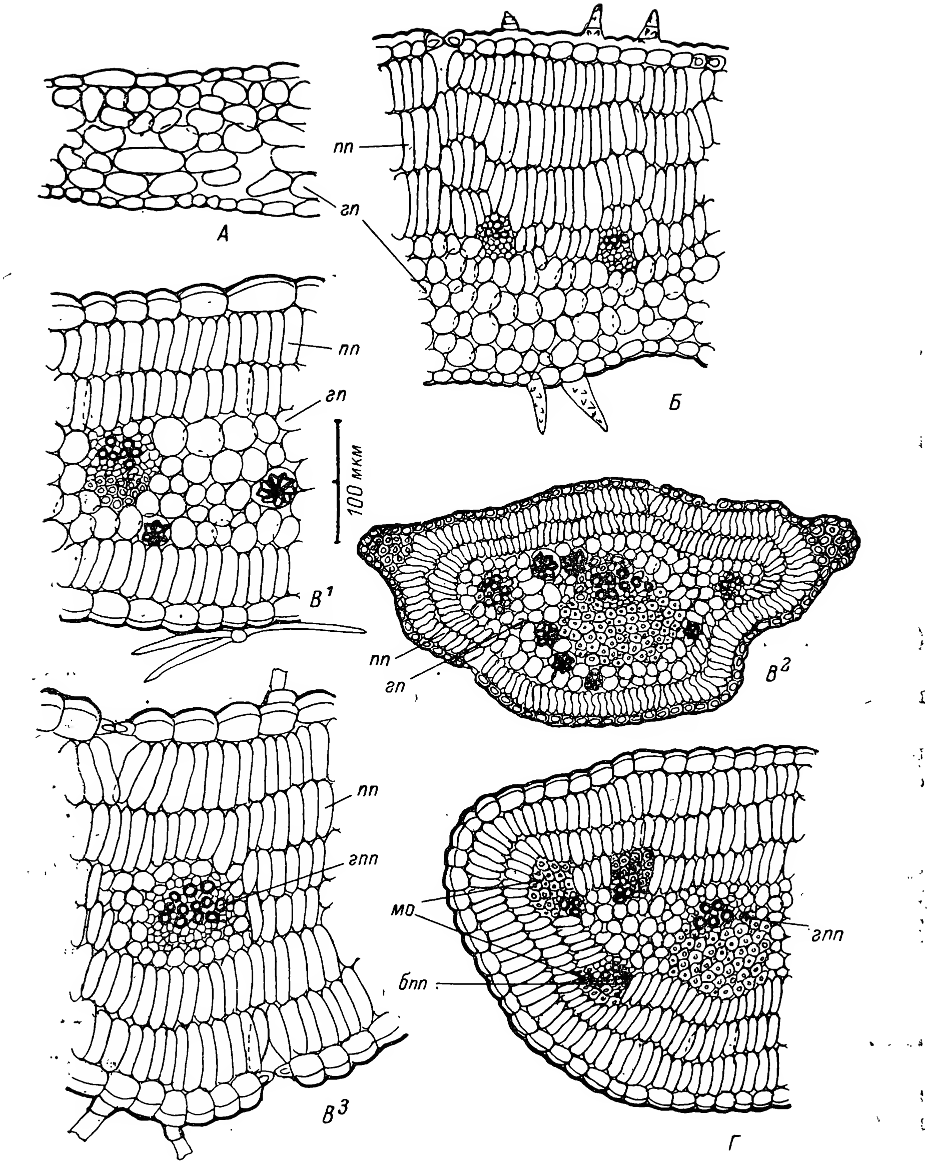


Рис. 1. Группа типов строения листа без специализированной кранцткани (некранцевая).

А — равномерно-губчатый, *Paris quadrifolia*; Б — дорсивентральный, *Dracocephalum hetrophyllum*; изопалисадный тип: $В^1$ — изолатерально-палисадный подтип, *Ceratoides eversmanniana*; $В^2$ — изолатерально-палисадный подтип (склеренхимная модификация), *Polycnemum perenne*; $В^3$ — изопалисадный лист, *Oxytropis chiliophylla*; Г — арко-васкулярный, *Acantholimon diapensioides*.

пп — палисадная паренхима, *гп* — губчатая паренхима, *мо* — местомная обкладка, *бпп* — боковые проводящие пучки, *гпп* — главный проводящий пучок.

I. Группа типов без специализированной хлорофиллоносной обкладки — некранцевая

Листья различной формы: пластинчатые, вальковатые, игольчатые, не имеющие в мезофилле кранцевой (по Haberlandt, 1884) или корончатой (по Вознесенской, 1974) обкладки проводящих пучков.

Группа включает следующие типы.

1. Равномерно-губчатый тип. Листья пластинчатые, гипо- и амфистоматические. Мезофилл состоит из гомогенных губчатых паренхимных клеток с крупными межклетниками. Главная и боковые жилки расположены в одной центральной плоскости листа (рис. 1, *А*).

Этот тип строения листа характерен главным образом для растений, произрастающих в условиях достаточного увлажнения и слабого освещения.

2. Дорсивентральный тип (аксироидный — axyroid-type, по: Carolin et al., 1975). Листья пластинчатые, гипо-, редко амфистоматические. Палисадная ткань одно- или многослойная, расположена на верхней (вентральной, адаксиальной) стороне листа, губчатая ткань — на нижней (дорсальной, абаксиальной) стороне. Главная и боковые жилки ориентированы в одной центральной плоскости поперечного среза листа (рис. 1, *Б*). Это наиболее распространенный тип строения листа среди различных жизненных форм двудольных растений умеренной зоны, встречается и у влагообеспеченных растений аридной зоны.

3. Изопалисадный тип. Листья пластинчатые или игольчатые, амфистоматические. Мезофилл состоит из палисадных клеток, расположенных с обеих сторон листа. Главная и боковые жилки ориентированы в одной центральной плоскости листа. Этот тип встречается в двух модификациях; некоторые авторы склонны их выделять в самостоятельные типы.

а) Мезофилл из 2—3 рядов палисадных клеток на адаксиальной стороне и 1—2 рядов на абаксиальной. Между ними находятся 2—3 ряда округлых клеток хлорофиллоносной или водоносной паренхимы, среди которой в одной плоскости расположены главная и боковые жилки (рис. 1, B^1). У склероморфных листьев главная жилка окружена мощной местомной обкладкой (рис. 1, B^2). Такое строение листа было описано В. К. Василевской (1954), З. А. Новрузовой (1977) для ксерофитов из разных семейств как изолатерально-палисадный тип листа. Считаем, что термин «изолатерально-палисадный» можно сохранить для обозначения подтипа.

б) Листья многих ксерофитов имеют мезофилл только из палисадных клеток, либо между адаксиальной и абаксиальной палисадами расположен один ряд переходных клеток со слабо выраженной палисадностью. Василевская (1940) такой тип строения называет изопалисадным (рис. 1, B^3).

4. Арко-васкулярный тип (неокохиоидный — neokochioid-type, по: Carolin et al., 1975). Листья часто нитевидные, мясистые, либо в случае мощного развития местомной обкладки игольчатые, амфистоматические. Двух-трехслойная палисадная паренхима расположена по кругу. Центр листа занят округлыми хлорофиллоносными или водоносными клетками, окружающими главную жилку. Боковые жилки ориентированы не в одной плоскости с главной, а по кругу между палисадными и округлыми клетками (рис. 1, *Г*).

Некоторые авторы (Metcalfe, Chalk, 1957, и др.) называют такой лист центрическим. Мы считаем, что термин «центрический» больше подходит к листьям кранцевой группы типов. Листья с арко-васкулярным типом мезофилла описаны у *Acantholimon diapensioides* (Василевская, 1940), *Statice leptophylla*, *Zygophyllum stenopterum* (Закржевский, Коровин, 1935), *Acantholimon glumaceum* (Metcalfe, Chalk, 1957).

II. Группа кранцтипов

Эта группа включает листья, имеющие специализированную хлорофиллоносную кранцткань. Так как наличие хлорофиллоносных кранцклеток определяет всю группу типов, приводим их характеристику, составленную на основе работ G. Welkie, M. Caldwell (1970), C. Osmond (1974), Вознесенской (1974, 1976), W. Brown (1975), Carolin et al. (1975, 1978), Бутник (1977).

Кранцклетки всегда располагаются внутрь от палисадных клеток и кнаружи от проводящих пучков, т. е. между проводящими пучками и палисадными клетками. Они контактируют с ксилемой пучков, хлорофиллоносной и водоносной паренхимой, реже с флоэмой.

Кранцклетки образуют полукруг наружу от проводящих пучков (виды рода *Kochia*), окружают проводящие пучки в виде розетки (род *Atriplex*), располагаются сплошным или прерывистым слоем по периферии листа наружу от боковых проводящих пучков (роды *Salsola*, *Climacoptera*).

Если, кроме кранцевой обкладки, имеется и местомная, как у злаков, то кранцобкладка может располагаться внутри или снаружи от местомной (Brown, 1975). Высота кранцклеток у видов маревых колеблется незначительно (21—28 мкм), ширина их на поперечном срезе варьирует от 14 до 39 мкм, в результате чего меняется форма клеток: они могут быть вытянуты по тангенсу (*Salsola paulsenii*, *S. foliosa*), по радиусу (*S. richteri*), чаще бывают кубическими (*S. orientalis*).

Вознесенская (1974 : 1177) отмечает, что обкладки «состоят из клеток кубической или пирамидальной формы, значительно более крупных, чем клетки мезофилла». В листьях 40 изученных нами видов маревых высота кранцклеток на поперечном срезе была значительно меньше высоты палисадных клеток, у некоторых видов в 2—2.5 раза, но они были в 1.5—2 раза шире палисадных клеток (Бутник, 1977).

По сравнению с палисадными стенки клеток кранцобкладки часто утолщены, пронизаны многочисленными порами и плазмодесмами.[3] В учебнике Эсау (1969) отмечено, что в листьях покрытосемянных обкладка пучков по типу строения сходна с эндодермой. Обязательным признаком кранцобкладки является наличие хлоропластов. Haberlandt (1884) первый обратил внимание на отличие хлоропластов клеток обкладки от других клеток мезофилла. Детальная характеристика ультраструктуры кранцклеток у ряда видов на основе собственного материала и обзора литературы дана Вознесенской (1976, 1977).

По вопросу происхождения клеток кранцобкладки нет единого мнения. Большинство исследователей склоняются к тому, что кранцобкладка не имеет единого происхождения. У многих видов она представляет модификацию паренхимной обкладки и возникает из основной паренхимы у очень молодых листьев, например у паникоидных злаков (Brown, 1975; Çilliland, Gordon-Gray, 1978). Кранцобкладка может развиваться из прокамбия, и в этом случае она представляет модификацию местомной обкладки, например у видов рода *Aristida* (Brown, 1975).

У видов сем. *Chenopodiaceae* кранцобкладка, по мнению Brown (1975), представляет модификацию мезофилла. В развивающемся листе и в коре афилльных видов маревых кранцобкладка возникает из той же меристемы, что и палисадная паренхима, после ее первого периклинального деления. После второго периклинального деления обособляются гиподерма и палисада (Василевская, 1955; Жапакова, 1979).

Таким образом, происхождение кранцобкладки необходимо изучать в каждой систематической группе растений.

Кранцклетки широко распространены у евроазиатских видов, и преимущественно у растений аридной зоны (Stowe, Teeri, 1978). Несомненно, что эта физиологически активная ткань имеет в листе приспособительное значение.

Кранцевая группа включает следующие типы.

1. Кранцизопалисадный тип — кранцклетки примыкают к проводящим пучкам полукругом (кохиоидный — kochioid-type, по: Carolin et al., 1975). Листья полувальковатые или пластинчатые, амфистоматические. Палисадная паренхима расположена с обеих сторон листа, местами она прерывается водоносными клетками. Центр листа занят водоносной перенхимой, в которую слегка погружена главная жилка, тяготеющая к адаксиальной стороне. Боковые проводящие пучки располагаются по периферии водоносной перенхимы, наружу от них прерывистым слоем расположены кранцклетки. Этот тип структуры обнаружен в листьях *Bassia hyssopifolia* и видов рода *Kochia* (рис. 2, *А*). О. Н. Радкевич (1934) совершенно справедливо считает этот тип строения переходным к центрическому листу, при этом происходит образование сплошного слоя палисад-

---

[3] Наши рисунки схематизированы — толщина кранцклеток утрирована.

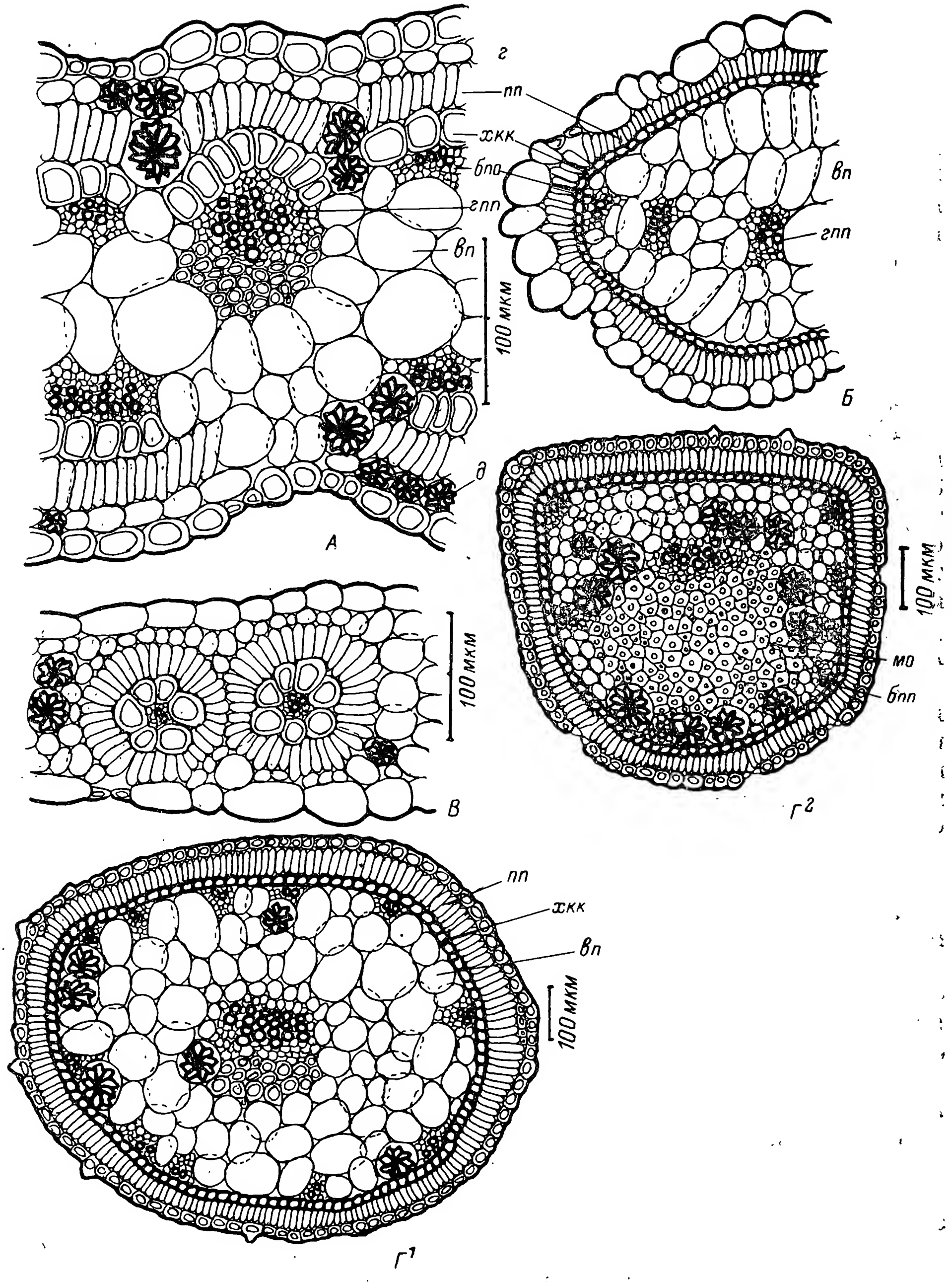


Рис. 2. Группа кранцтипов.

А — кранцизопалисадный, *Kochia prostrata*; *Б* — кранцизопалисадно-кольцевой, *Suaeda microphylla*; *В* — кранцрозеточный, *Atriplex dimorphostegia*; центрический: $Г^1$ — суккулентная модификация, *Salsola paulsenii*; $Г^2$ — склероморфная модификация, *Nanophyton saxatile*; *Д* — пластинчато-центрический, *Salsola euryphylla*; *Е* — вентро-дорсальный, основание листа *Nanophyton erinaceum*. *г* — гиподерма, *хкк* — хлорофиллоносные кранцклетки, *вп* — водоносная паренхима, *д* — друза оксалата кальция; остальные обозначения, как на рис. 1.

ных и кранцклеток и погружению главной жилки в центр водоносной паренхимы. Этот тип встречается в суккулентной и склероморфной модификациях, последняя возникает в результате склерофикации главной жилки. Подобное варьирование структуры этого типа наблюдается даже в пределах одного вида, например у *Kochia prostrata* ssp. *virescens* лист более суккулентный, а у *K. prostrata* ssp. *grizea* — склероморфный.

2. Кранцизопалисадно-кольцевой тип — кранц-

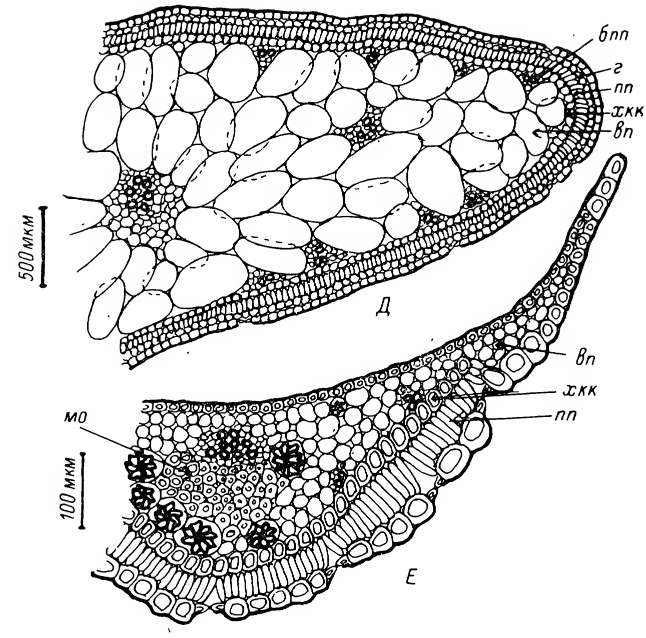


Рис. 2 (*продолжение*).

клетки примыкают только к крайним боковым проводящим пучкам (сведоидный — suaedoid-type, по: Carolin et al., 1975).

Листья вальковатые. Палисадные и кранцклетки расположены сплошными слоями по периферии водоносной паренхимы, лишь боковые крайние жилки контактируют с кранцклетками. Этот тип описан Василевской (1940) и Вознесенской (1976) у *Suaeda microphylla* (рис. 2, *Б*).

3. Кранцрозеточный тип (атрипликоидный — atriplicoid-type, по: Carolin et al., 1975).

Листья пластинчатые, амфистоматические. В центральной плоскости листа проходят главная и боковые жилки, окруженные кранц- и палисадными клетками (рис. 2, *В*). Радкевич (1934) называет такой тип хлоренхимы розеточным.

4. Центрический тип (сальсолоидный — salsoloid-type, по: Carolin et al., 1975).

Листья вальковатые, амфистоматические. Главная жилка расположена в центре листа и окружена водоносной паренхимой, по периферии которой находятся мелкие боковые проводящие пучки. Кранцклетки образуют сплошное (редко прерывистое) кольцо, контактирующее с мелкими боковыми проводящими пучками и водоносной паренхимой. Одно- или 2—3-рядная палисадная паренхима располагается по кругу и ориентирована радиально. Этот тип широко распространен у растений аридной зоны, особенно в семействе маревых.

В зависимости от обилия водоносной паренхимы и наличия местомной обкладки в главной жилке центрический лист может быть суккулентным или склероморфным. Примерами суккулентного центрического листа являются листья *Salsola foliosa*, *S. micranthera* и многих других солянок (рис. 2, *Г*^{1}), склероморфного — *Salsola implicata*, *Raphidophyton regelii*, виды рода *Nanophyton* (рис. 2, *Г*^{2}).

5. Пластинчато-центрический тип. Листья пластинчатые, амфистоматические. Кроме главной жилки, в центральной плоскости листа водоносную паренхиму пронизывают две боковые, по периферии паренхимы расположены мелкие боковые проводящие пучки, только они контактируют с кранцклетками (рис. 2, *Д*).

Пластинчатые листья видов *Aellenia auricula* (Пайзиева, Рахимова, 1972), *Salsola euryphylla*, видимо, вторичного происхождения. Ю. С. Григорьев (1975), проанализировав материал по экологии и особенностям водного режима видов рода *Aellenia* с цилиндрическими и пластинчатыми листьями, делает вывод, что широкие пластинчатые листья, возможно, характерны не только для исходных, но и для самых высоких ступеней ксерофилизации. Изучение анатомического строения пластинчатых листьев показывает, что в этом случае они имеют высокоспециализированную внутреннюю структуру.

6. В листьях некоторых маревых описан дорсивентральный мезофилл, палисадная ткань и кранцобкладка которого расположены на абаксиальной стороне (Рожановский, 1965). В учебнике Раздорского (1949) такая структура названа инверсно (обратно) дорзовентральной. Мы называем этот тип мезофилла — кранцвентро-дорсальным.

Редукция листовой пластинки у ряда видов (*Nanophyton erinaceum*, родов *Anabasis*, *Salicornia*) компенсирована разрастанием основания листа, которое занимает $^2/_3$ его длины и имеет в поперечном сечении форму полумесяца. Главная жилка расположена в центре пластинки, на адаксиальной стороне, водоносная паренхима граничит непосредственно с эпидермой (рис. 2, *Б*). Подобное строение основания листьев в условиях аридного климата имеет адаптивное значение, способствуя аккумуляции и поглощению влаги непосредственно тканями листа.

Вентро-дорсальное расположение ассимиляционной ткани отмечено в почечных чешуях *Salsola orientalis* (Пайзиева, 1976).

Описанные типы анатомического строения листьев двудольных отражают разнообразие структур в зависимости от систематического положения видов и их экологии. Выделенные две группы (кранцевых и некранцевых типов мезофилла) представляют разные направления эволюционного развития видов и их листовых органов. В пределах каждой группы эволюция типов мезофилла шла конвергентно, поэтому некоторые типы встречаются в некранцевом и кранцевом вариантах. Кранцевый вариант структуры представляет больше возможностей для варьирования, поэтому кранцевые типы мезофилла более разнообразны, чем некранцевые, что особенно проявляется при изучении всех листовых органов (семядолей, почечных чешуй и т. д.).

Наличие некранцевой структуры у наиболее древних цветковых позволяет предполагать, что кранцевый тип мезофилла является производным, однако он возник у истоков формирования ряда семейств и порядков. Косвенным подтверждением этого заключения является наличие кранцструктуры высокоспециализированного центрического типа в семядолях многих видов маревых, в частности у подвинутых секций рода *Salsola*.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцев В. П. (1969). Род *Salsola* L. (состав, история развития и расселения). Автореф. докт. дис. Л. — Бутник А. А. (1974). Особенности строения листьев и годичных побегов видов терескена. В кн.: Морфобиологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент, Фан. — Бутник А. А. (1977). Об адаптивных признаках листьев маревых. В кн.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент, Фан. — Василевская В. К. (1940). Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 14, 62. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, Илын. — Василевская В. К. (1955). Особенности строения афилльных ксерофитов (*Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin). Изв. АН ТССР, 3. — Вознесенская Е. В. (1974). Анатомические особенности ассимилирующих органов растений пустыни Каракумы. Бот. ж., 59, 8. — Вознесенская Е. В. (1976). Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. Бот. ж., 61, 11. — Вознесенская Е. В. (1977). Структура ассимилирующих органов представителей сем. *Chenopodiaceae* в связи с особенностями фотосинтетического метаболизма. Автореф. канд. дис. Л. — Голышева М. Д. (1973). Гиподерма в эмбриональном и взрослом листе и значение этого признака при решении некоторых вопросов эволюции и систематики в сем. *Salicaceae* и других таксонах. Бюл. МОИП, сер. биол., 78, 4. — Григорьев Ю. С. (1975). Предисловие к кн. «Сравнительно-экологическое исследование среднеазиатских видов элления». Ташкент, Фан. — Жапакова У. Н. (1979). Формирование центрических листьев двух видов рода *Salsola* L. Узб. биол. ж., 5. — Закржевский Б. С., Коровин Е. П. (1935). Экологические особенности главнейших растений Бетпакдалы. Тр. САГУ, VII-В, Ботаника, 23. Ташкент. — Карпилов Ю. С. (1970). Фотосинтез ксерофитов (эволюционные аспекты). Кишинев. — Кирпичников М. Э., Забинкова Н. Н. (1977). Справочное пособие по систематике высших растений. М.; Л., Изд. АН СССР. — Магомедов Г. М. (1974). Фотосинтез и метаболизм углерода у растений с циклом дикарбоновых кислот. Бот. ж., 59, 1. — Новрузова З. А. (1977). Формирование органов вегетативного побега древесных и кустарниковых растений. Баку. Элым. — Пайзиева С. А. (1976). Формирование годичных побегов у представителей сем. маревых (*Chenopodiaceae*). В кн.: Биологические и морфологические особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент, Фан. — Пайзиева С. А., Рахимова Т. (1972). Биология *Aellenia auricula* (Mog.) Ulbr., *A. subaphylla* (C. A. M.) Aellen. В кн.: Морфобиологические и структурные особенности кормовых растений Узбекистана. Ташкент, Фан. — Радкевич О. Н. (1934). Материалы к анатомии псаммофитов пустыни Каракумы. В кн.: Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана, 83. Ташкент, САгиз. — Рожановский С. Ю. (1965). К вопросу об анатомо-морфологических особенностях растений гипсовых пустынь Средней Азии. В кн.: Рациональное использование пустынных пастбищ. Ташкент, Фан. — Brown W. (1975). Variation in anatomy, associations and origns of kranz tissue. Amer. J. Bot., 62, 4. — Carolin R. C., Jacobs S. W., Vesk M. (1975). Leaf structure in *Chenopodiaceae*. Bot. Jahrb. Syst., 95, 2. — Carolin R. C., Jacobs S. W., Vesk M. (1978). Kranz cells and mesophyll in the *Chenopodiaceae*. Austral. J. Bot., 26. — Gilliland M. G., Gordon-Gray K. D. (1978). Kranz and non-kranz cells in *Cyperaceae*. Proc. Electron Microscopy Soc. South. Afr., 8. — Haberlandt G. (1884). Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, Engelmann. — Metcalfe C. R., Chalk L. (1957). Anatomy of the dicotyledons. Oxford. Univ. Press. — Moser H. (1934). Untersuchungen über die Blattstruktur von *Atriplex* Arten und ihre Beziehungen zur Systematic. Beih. bot. Zbl., 52, 2. — Osmond C. B. (1974). Leaf anatomy of Australian saltbushes in relation to photosyntetic pathway. Austral. J. Bot., 22. — Stowe L. G., Teeri J. A. (1978). The geographic distribution of C_4 species of the dicotyledoneae in relation to climate. The Amer. Naturalist, 112, 985. — Welkie G. W., Caldwell M. (1970). Leaf anatomy of species in some dicotyledonous families as related to the C_3 and C_4 pathway of carbon fixation. Canad. J. Bot., 48, 10.

Ленинградский государственный университет,
Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 22 I 1980.

УДК 631.175 : 582.475.4 : 582.912.46

Л. Е. Астрологова

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ВОССТАНОВЛЕНИЯ СОСНЯКА ЧЕРНИЧНОГО

L. E. ASTROLOGOVA. THE BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF PHYTOCOENOSIS ET DIFFERENT RESTORING STAGES OF BILBERRY PINE FOREST

Исследования стадий антропогенной сукцессии в ряду луговиковая вырубка, сосново-лиственный молодняк I класса возраста, спелый сосняк черничный показали, что наибольшей биологической продуктивностью обладают древостои. Фитомасса древесных растений изменяется от 1.4 т/га на вырубке, 13 — в молодняке до 112 т/га — в спелом сосняке. Фитомасса растений напочвенного покрова изменяется незначительно, но состав ее различен. На вырубке доминируют травы (до 90%), а в сосняке черничном ягодные кустарнички составляют более 90% массы.

Одной из начальных стадий антропогенной сукцессии лесных ценозов являются вырубки. По данным И. С. Мелехова и П. В. Голдобиной (Мелехов, 1954, 1959; Мелехов, Голдобина, 1954), наиболее типичными для северной и средней подзон европейской тайги являются луговиковые вырубки.

Рассмотренные объекты характеризуют начальную, промежуточную и условно-коренную стадию антропогенной сукцессии — это луговиковая вырубка, сосново-лиственный молодняк I класса возраста и сосняк черничный свежий VIII класса возраста, состава 10С+Лц, Е, Б. Объекты расположены в Плесецком р-не Архангельской обл. на сходных почвах подзолистого типа. Вырубка сформировалась после сплошной рубки спелого сосняка черничного состава 8С2Б, ед. Е (подробную характеристику объектов см.: Астрологова, 1972, 1977, 1978).

Для определения продуктивности использовали методические положения из работы Л. Е. Родина и др. (1968).

Напочвенный покров на разных стадиях развития древостоя играет различную роль в продуктивности сообществ. Масса растений напочвенного покрова на 4-летней вырубке составляет 66% запасов органического вещества (табл. 1), в сосново-лиственном молодняке — 50% (табл. 2), а в черничном сосняке — лишь 4% фитомассы ценоза. Как показали 5-летние наблюдения, на луговиковой вырубке основными накопителями органического вещества являются растения травяно-кустарничкового яруса, причем масса их в 14 раз превосходит массу мхов (табл. 1). Видовой состав травяно-кустарничкового яруса исследуемых растительных сообществ различен. На луговиковой вырубке основу фитомассы яруса составляют травы (табл. 1), в молодняке, развившемся на вырубке без огневого воздействия, доля трав снижается до 20%; в молодняке, сформировавшемся на вырубке, предварительно пройденной пожаром, она составляет 8%; в спелом сосняке черничном травы не вносят заметного вклада в продуктивность растений травяно-кустарничкового яруса. Подобный процесс изменения соотношения запасов фитомассы наблюдается у основного доминанта растительности вырубки — *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur, на свежей вырубке она составляет 90% фитомассы яруса, в молодняке количество ее резко снижается, а в спелом сосняке она представлена отдельными вегетативными побегами.

В сосново-лиственных молодняках основным продуцентом растений травяно-кустарничкового яруса является вереск, причем в молодняке, сформированном на вырубке без предварительного воздействия пожара, масса данного вида составляет 65%, а в молодняке, развившемся на площадях, пройденных пожаром, — до 90%. В спелом сосняке — сосняке черничном — доминантами растений травяно-кустарничкового яруса становятся ягодные кустарнички (96%).

Наибольший прирост фитомассы наблюдается на вырубке, так как основу ценоза составляют травы, ежегодно обновляющие свою надземную часть. В сосново-лиственных молодняках прирост надземной массы растений данного яруса в 5 раз меньше, чем на вырубке, так как основным продуцентом здесь является вереск, прирост которого — до 20% в год от общей надземной массы. В сосняке черничном ежегодный прирост надземной массы — 23% (Астрологова, 1977). Величина годичного прироста растений травяно-кустарничкового яруса находится в прямой зависимости от площади листьев растений. Если на луговиковой вырубке листовой индекс 3 га/га, то в молодняке — 1.5, а в древостое верхний ярус напочвенного покрова имеет ассимилирующую поверхность в 3 раза меньше, чем в молодняке.

Масса мохово-лишайникового яруса в сосново-лиственных молодняках значительно возрастает по сравнению с вырубкой (табл. 1, 2), в результате фитомассы растений травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов оказываются практически равными (табл. 2). В спелом сосняке это соотношение меняется в сторону увеличения массы мхов (табл. 3).

В процессе восстановления древостоя не только увеличивается общий запас мхов, но меняется и роль отдельных видов в накоплении их массы. В течение двух лет после рубки древостоя на луговиковой вырубке идет процесс постепенного отмирания мхов исходного типа леса. На 3-летней вырубке начинает развиваться *Polytrichum juniperinum* Hedw., который постепенно становится господствующим видом яруса. В сосново-листвен-

ТАБЛИЦА 1

Фитомасса луговиковой вырубки (т/га)

Давность рубки	Древесные породы		Травянистые растения						Кустарнички	Мхи	Всего
	подрост	подлесок	листья		стебли		подземная часть	надземная часть			
			всего	в том числе лерхенфельдии	всего	в том числе лерхенфельдии					
Свежая вырубка	—	—	0.42	0.36	0.84	0.78	0.48	1.33	0.04	0.14	2.00
Двухлетняя	0.85	0.04	0.66	0.56	1.63	1.56	0.76	2.39	0.02	0.09	4.15
Трехлетняя	1.36	0.02	0.88	0.69	1.87	1.64	0.85	2.95	0.03	0.10	5.31
Четырехлетняя	1.41	0.02	0.96	0.73	1.36	1.21	1.29	2.40	0.03	0.16	5.31
Пятилетняя	—	—	—	—	—	—	—	2.73	0.05	0.18	—

ТАБЛИЦА 2

Фитомасса сосново-лиственного молодняка 1 класса возраста (т/га)

Условия формирования молодняка	Состав	Подрост		Подлесок		Кустарнички	Травы	Мхи и лишайники	Всего
		всего	растущие в том числе	всего	растущие в том числе				
Без воздействия пожара	4С30с2Б1Е + Лц	10.28/2.83	6.88/2.06	0.51/0.10	0.46/0.04	1.17/0.38	0.22/0.23	2.66/—	14.84/3.54
После пожара	3С4Б30с + Е ед. Лц	9.59/1.40	5.42/0.06	0.39/0.16	0.37/0.14	2.27/0.55	0.13/0.12	3.02/—	15.40/2.23
После рубок ухода	4С4Б20с + Лц ед. Е	4.95/0.53	4.95/0.53	0.16/0.06	0.16/0.06	2.50/0.56	0.15/0.08	3.16/—	10.92/1.23

Примечание. В числителе приводятся данные по надземной части, в знаменателе — по подземной.

ТАБЛИЦА 3

Фитомасса спелого сосняка черничного состава 10С+Лц, Е, Б (т/га)

Компоненты фитомассы	Древесные породы	Травяно-кустарничковый ярус	Мхи	Всего
Надземная часть	96.43	1.88	2.9	101.21
Подземная часть	15.90	0.33	—	16.23

ных молодняках нижний ярус напочвенного покрова по запасам более чем в 10 раз превосходит вырубку, здесь значительную часть мохового яруса создают *Polytrichum juniperinum* и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (табл. 1, 2). В спелом сосняке основными продуцентами становятся зеленые мхи, среди которых доминирует *Pleurozium schreberi* (70%).

В процессе восстановления условно-коренного растительного сообщества — спелого сосняка черничного — возрастает роль древесного яруса. На 3-летней луговиковой вырубке масса растений древесного яруса составляет 22% надземной продукции (табл. 1), причем ее образуют только лиственные породы, в сосново-лиственном молодняке — 50%, но здесь до 70% массы приходится на хвойные растения. В спелом сосняке древесные породы создают 95% фитомассы, где хвойные практически являются монодоминантными продуцентами ценоза (табл. 3). При возникновении дерново-злакового покрова после рубки древостоя в течение 5 лет на сформировавшейся луговиковой вырубке не было возобновления хвойных пород. Таким образом, особенно при отсутствии источников обсеменения естественное восстановление соснового древостоя крайне затруднено.

В сосново-лиственных молодняках I класса возраста лиственные породы продолжают играть значительную роль в продуктивности древесного яруса, так что и на этом этапе развития древесной растительности направленное воздействие человека ускоряет формирование высокопродуктивного фитоценоза. После рубок ухода доля хвойных возрастает и сосна создает до 80% продукции древесных растений (табл. 2). Запасы фитомассы древесного яруса увеличиваются с возрастом древостоя, основной прирост надземной фитомассы происходит за счет массы ствола. На вырубке поросль березы не имеет сформированного ствола, в сосново-лиственном молодняке I класса возраста стволы составляют 67% фитомассы, в спелом сосняке черничном их доля возрастает до 80%. С возрастом в древостое закономерно изменяется масса хвои и листьев. На луговиковой вырубке листья поросли березы дают до 30% массы. В сосново-лиственном молодняке отношение массы хвои к массе ствола 20%, а в спелом древостое снижается до 5.

Масса корней с возрастом древостоя увеличивается, но относительное наращивание ее незначительно по сравнению с надземной частью (табл. 2, 3).

По мере развития древесной растительности величина годичного прироста лесных фитоценозов по отношению к их надземной массе уменьшается. Если на луговиковой вырубке годичный прирост составляет до 80% фитомассы, то в сосново-лиственном молодняке снижается до 10%, а в спелом сосняке равен 2% надземной фитомассы сообщества. Однако в массе годичного прироста доля участия древесных пород возрастает: если на вырубке основными продуцентами являются травы, то в молодняке I класса возраста 40% массы прироста составляют растения древесного яруса (22% сосна), а в спелом сосняке 75% фитомассы годичного прироста образует сосна.

Хозяйственная продуктивность рассматриваемых фитоценозов разных возрастных стадий восстановления древостоя тоже различна. Луговиковая вырубка отличается крайне низкой хозяйственной ценностью. Основные продуценты ее — травы — создают незначительный запас фитомассы (табл. 1), причем до 90% ее образует *Lerchenfeldia flexuosa*, которая не имеет практического применения, даже не поедается животными. Наиболее ценные среди трав — *Solidago virgaurea* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., запасы которых невелики — 200—300 кг/га. Они являются лекарственным сырьем и содержат значительное количество нектара и пыльцы (Астрологова, 1978), однако при незначительном обилии эти виды практической значимости не имеют. То же можно сказать и о массе березовой поросли.

Сосново-лиственный молодняк I класса возраста является более продуктивным фитоценозом. Общие запасы фитомассы его в 10 раз больше фитомассы открытых лесных сообществ. Древесные растения составляют до 50% продукции сообщества и содержат значительное количество биологически активных веществ: витаминов, хлорофилла, фитонцидов, микроэлементов и лекарственных соединений. Подрост сосны (60—80% яруса) образует будущий древостой.

Спелый сосняк черничный отличается в рассматриваемом ряду фитоценозов наибольшей хозяйственной продуктивностью. Он содержит до 80 тыс. кг/га стволовой древесины, 20 тыс. кг/га сучьев и технической зелени, 5 тыс. кг/га коры. Вместе с тем в сосновом древостое ежегодно можно заготовлять до 60 кг/га ягод черники и 100 кг/га лекарственного сырья — листьев черники и брусники. Результаты наблюдений показали низкую продуктивность начальной стадии антропогенной сукцессии — луговиковой вырубки. Это указывает на то, что для более рационального использования данных лесных сообществ необходимо целенаправленное вмешательство человека.

ЛИТЕРАТУРА

Астрологова Л. Е. (1972). К вопросу о продуктивности фитомассы сосново-лиственных молодняков. В кн.: Вопросы биологии, роста и таксации древостоев. Архангельск, Арх. лесотехн. инст. — Астрологова Л. Е. (1977). Биологическая продуктивность нижних ярусов растительности в сосняке черничном свежем средней подзоны тайги Архангельской области. Бот. ж., 62, 4. — Астрологова Л. Е. (1978). Медоносное значение *Solidago virgaurea* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. в Архангельской области. Растит. ресурсы, 14, 3. — Мелехов И. С. (1954). К типологии концентрированных вырубок в связи с изменением в напочвенном покрове. В кн.: Концентрированные рубки в лесах Севера. М., Изд. АН СССР. — Мелехов И. С. (1959). Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск, Сев.-зап. изд. — Мелехов И. С., Голдобина П. В. (1954). О природе луговиковых вырубок и их облесении. В кн.: Концентрированные рубки в лесах Севера. М., Изд. АН СССР. — Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. (1968). Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., Наука.

Архангельский лесотехнический институт.

Получено 20 XIII 1979.

УДК 582.232

И. Н. Жилкина, А. С. Герась

ОСОБЕННОСТИ ДВИЖЕНИЯ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

I. N. ZHILKINA, A. S. GERAS. THE PECULIARITIES OF THE BLUE-GREEN ALGAE MOVEMENT

Приводятся некоторые новые данные, касающиеся движения синезеленых водорослей. Делается попытка выяснения роли слизи в движении этих организмов. Предполагается, что вращательное движение особей является первоначальным. Вращательно-поступательное (винтовое) движение есть результат сложного взаимодействия нитей со слизистым футляром. Вращательное движение переходит в поступательное через взаимодействие спиральных структур оболочки клеток или чехла нити со структурами фиксированной относительно нитей слизи.

Современные гипотезы, трактующие механизм движения синезеленых водорослей сокращением фибрилл оболочек клеток (Castenholz, 1973), сокращением выделенной слизи (Jarosch, 1964), набуханием анизотропной слизи (Harder, 1918), выталкиванием слизи (Schmid, 1921; Fritsch, 1945; Горюнова, 1950) и т. д., не могли объяснить многие явления, наблюдаемые при движении отдельных особей различных видов данной группы организмов. Для решения этого вопроса необходимы дальнейшие исследования как на микро-, так и на макроуровне.

Методика исследования

Изучение движения водорослей проводили с помощью микроскопов МБИ-6 и МБИ-3 при использовании объективов масляной иммерсии (60× и 90×), а также микрофотосъемки и киносъемки. Влияние магнитных полей исследовали при помощи электромагнита СП-554 с напряженностью поля от 500 до 5400 Гс и расстоянием между полюсами 3 см; использовали также самодельный магнит с напряженностью от 20 до 200 Гс с расстоянием между полюсами в 2 см. Влияние УФ облучения выясняли при помощи коротковолнового облучателя ОКУФ-5. Изучение изменения скорости движения водорослей в зависимости от температур производили на термостолике МРТУ-42 и с помощью нагревательного столика собственной конструкции.

Результаты исследования

Скользящее движение синезеленых водорослей характеризуется следующими моментами: сочетанием поступательного движения особи с ее вращением; выделением слизи, возможно, только при наличии субстрата любой консистенции (твердого — камень, стекло; мягкого — ил, агар-агар, выделяемая водорослями слизь). Параметры движения прежде всего зависят от уровня морфологической организации подвижных представителей.

В своей работе мы использовали следующие морфологические формы синезеленых водорослей: 1) коккоидная — объединяет одноклеточных, свободноживущих представителей; 2) пальмеллоидно-коккоидная — представлена колониями коккоидных клеток, соединенных слизью различной консистенции; 3) трихальная, или нитчатая, — включает многоклеточные нитчатые индивиды, клетки которых соединены между собой плазмодесмами (трихомы могут сползаться, образуя так называемые агрегационные колонии или колонии индивидов, согласно Кондратьевой, 1975); 4) пальмеллоидно-трихальная форма — колонии, объединенные слизью многоклеточные особи.

Способность к движению отмечали многие авторы для видов, находящихся на различном морфологическом уровне. Например, известны подвижные коккоидные формы у *Synechococcus* (Перфильев, 1915; Еленкин, 1923); *Gloeothece* (Конгисер, 1932), *Synechocystis*; пальмеллоидно-коккоидные: *Planosphaerula* (Borzi, 1914), *Merismopedia* (Lund, 1950); трихаль-

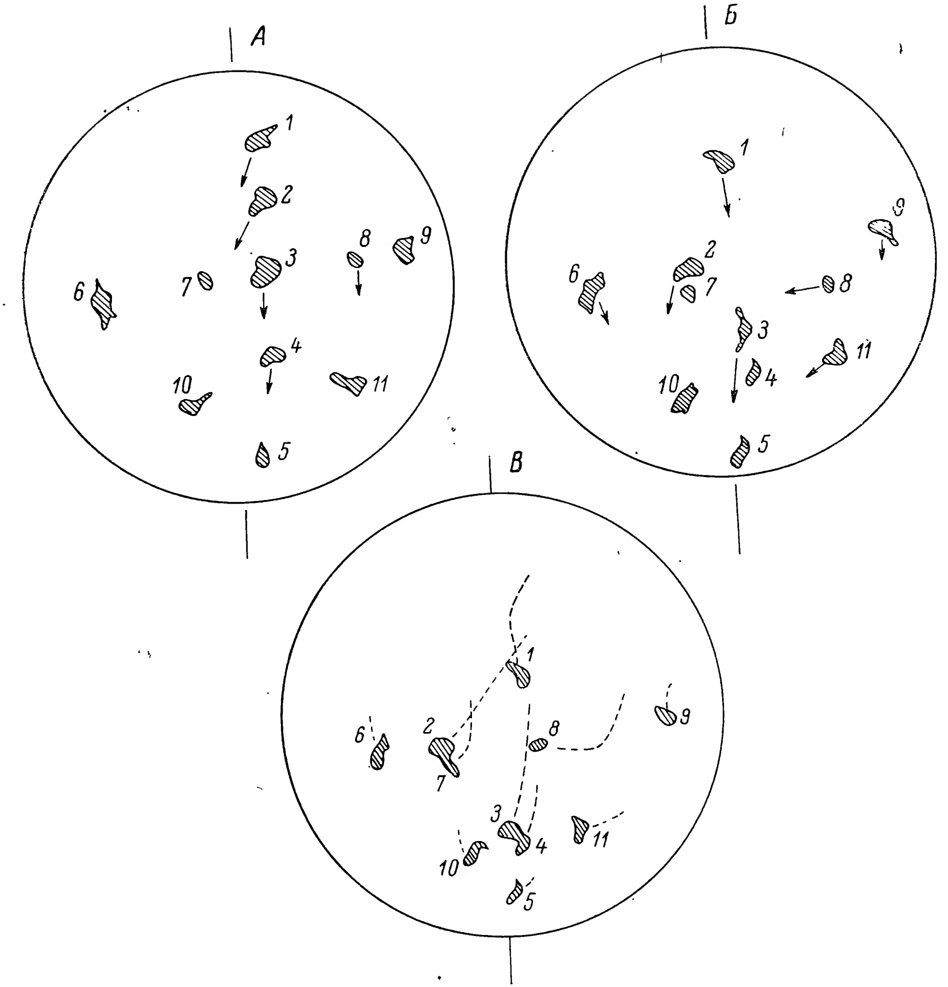


Рис. 1. Перемещение кусочков пленки *Oscillatoria* по дну чашки Петри.
А — 16 ч, *Б* — 19, *В* — 22.

ные — *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Spirulina*, *Lyngbya* (Adanson, 1763; Schmid, 1919; Еленкин, 1936 и др.), *Anabaena* (Walsby, 1968); пальмеллоидно-трихальные: *Nostoc*, *Rivularia* (Vaucher, 1803; De Bary, 1863) и т. д. Подвижными являются не только отдельные особи, гормогонии, эндоспоры, планококки, но и эвколонии и агрегационные колонии.

Известно, например, движение колоний *Planosphaerula natans* Borsi (Голлербах и др., 1953), агрегационных колоний или чешуек *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. (Dodd, 1954; Schwabe, 1964). Обнаружены миграция, сжатие и расширение агрегационных колоний, содержащих нити *Oscillatoria terebriformis* Ag. (Castenholz, 1968), *O. splendida* Grew. (Горюнова, 1955). Мы также исследовали движение небольших агрегационных колоний *Oscillatoria* sp. Кусочки пленки *Oscillatoria* размером от 2 до 5 мм перемещались по дну чашки Петри, слегка прикрытому водой. За 6 ч они проползли расстояние в 10—30 мм, т. е. двигались со скоростью 0.2—1.8 мкм/с, лишь в 2—3 раза меньшей, чем скорость движения отдельных нитей. Иногда отмечали образование временных тяжей и слияние отдельных кусочков (рис. 1). Разнообразные движения колоний можно объяснить совокупностью однонаправленных или разнонаправленных движений большинства особей.

Обобщая исследования вышеуказанных авторов и исходя из собственных наблюдений, следует отметить, что по мере усложнения морфологи-

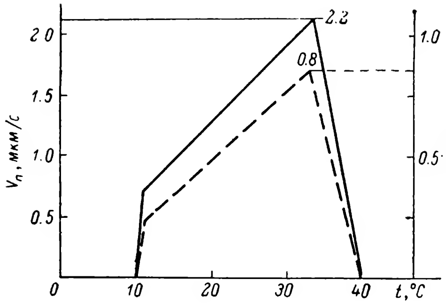


Рис. 2. Зависимость скорости поступательного движения ($V_п$) и вращения ($V_в$) *Spirulina major* от температуры.

Сплошная линия — поступательное движение, *штриховая* — вращательное.

ческих форм происходит и усложнение их движения.

1. Изменяется направление движения от криволинейного беспорядочного к прямолинейному, более или менее упорядоченному. Так, особи *Synechococcus aeruginosus* Näg. при движении непрерывно изменяют не только направление, но и длину разовых отрезков пройденного пути (Еленкин, 1923), а нити *Lyngbya aestuarii* (Mert.) Liebh. двигаются в основном прямолинейно, т. е. у них имеет место выпрямление траектории, а следовательно, и сокращение пути к той или иной точке.

2. У коккоидных и колониально-коккоидных форм вращательные и поступательные моменты следуют один за другим. У колоний *Gloeocapsa* sp. при температуре +18° С наблюдались следующие параметры движения: I момент — поворот клетки на 180°, II — покой, III — поворот на 180°, IV — рывок в сторону. Подобные моменты в движении отдельных клеток, эндоспор, гормогониев у различных видов наблюдали Р. А. Конгисер (1932), T. Hortobágyi (1958) и др.

У нитчатых форм *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Lyngbya* вращение совмещается с поступательным движением. Скорость вращения у них зависит от скорости поступательного движения (рис. 2).

3. Скорость поступательного движения особей (мкм/с) возрастает от коккоидных форм к нитчатым

Synechococcus aeruginosus	— 0.3—0.7
Gloeocapsa sp.	— 0.04—0.36
Phormidium ambiguum Gom.	— 2.0—2.1
Spirulina major Kütz.	— 2.5—2.8
Oscillatoria brevis (Kütz.) Gom.	— 3.2—3.3
Lyngbya martensiana Menegh.	— 4.7—5.0

Наиболее сложным во всех отношениях оказалось движение у представителей порядка *Oscillatoriales*.

Влияние физических и химических факторов на движение. Температура — один из главных факторов, определяющих скорость вращательно-поступательного движения синезеленых водорослей (рис. 2 и 3). Скорость поступательного движения и вращения у *Spirulina major* и скорость вращения особей *Gloeocapsa* находятся в прямой зависимости от температуры и достигают максимума при 25—35° С. Ту же картину мы отмечали ранее для *Oscillatoria brevis* и *Phormidium ambiguum* (Жилкина, Малышев, 1969), подобные же результаты получили L. Halfen и R. Castenholz (1971) для *Oscillatoria princeps* Vauch. Магнитные поля при кратковременных воздействиях на водоросли в течение 1—60 мин не изменяют ни скорости, ни направления движения. Облучение УФ при кратких экспозициях от 1 с до 1 мин также не вызывало никаких изменений в скорости движения у различных видов *Lyngbya* и *Oscillatoria*. При более длительном воздействии УФ имело место замедление, а затем прекращение движения, сопровождающееся плазмолизом. При повышении в растворе концентрации солей Mg, K, Ca, Na от 0.1 до 5% скорость движения падает и затем движение прекращается (рис. 4). По данным L. Halfen и R. Castenholz (1971), движение у *Oscillatoria princeps* наблюдается при pH 6—10; при pH ниже 6 и выше 10 оно отсутствует. Динитрофенол

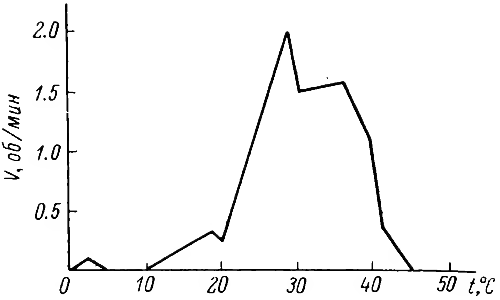


Рис. 3. Зависимость скорости вращения колоний *Gloeocapsa* от температуры.

(DNP) при молярной концентрации 5×10 подавляет полностью двигательные реакции у этой водоросли. На движение отрицательно влияют цианид натрия, лизоцим мурамидаза. Имеются данные (Castenholz, 1973), что Ca стимулирует движение синезеленых водорослей, но в наших опытах, как видно из рис. 4, он не способствовал увеличению скорости движения и в этом отношении его действие было подобно K, Na, Mg.

Во всех рассмотренных случаях при явлении плазмолиза и потере тургора наблюдаются замедление, а затем прекращение движения. Только клетки с высоким тургорным давлением способны к активному поступательному движению.

Движение в масле. Выделение слизи синезелеными водорослями — один из вопросов, до сих пор не решенный, но представляющий несомненный интерес. Роль слизи в движении этой группы организмов точно еще не определена. Движение водорослей в вазелиновом или трансформаторном маслах дает возможность выявить количество выделяемой слизи, обнаружить слизистый футляр, увидеть слизистые ходы. Основная масса слизистой жидкости у *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Phormidium* выбрасывается передним по ходу движения концом нити (рис. 5). Выбросы наблюдаются при движении особи. Движущиеся в масле нити бывают окружены ореолом из капель. Мельчайшие капли, непрерывно появляющиеся впереди движущейся нити, быстро увеличиваются в размерах или за счет их разбухания, или за счет слияния множества мелких и по мере надвигания верхушки нити сливаются со слизистым футляром. Являются ли выбросы слизистой жидкости одной из двигательных сил, пока не ясно, но слизь несомненно необходима для движения этих организмов.

Поры. Выбросы слизистой жидкости могут осуществляться через крупные отверстия — поры, обнаруженные на поверхности нитей *Phormidium* и *Oscillatoria*. Четкая видимость пор достигается применением иммерсионного объектива и косого освещения. Поры представляют собой отверстия черного цвета круглой, овальной или линейной формы. Размеры их колеблются от 0.2 до 0.8 мкм. Располагаются поры хаотично или концентрируются вблизи межклеточных перегородок. Наиболее крупными являются линейные поры, они имеют вид щели до 1 мкм длины. Тонкие трихомы *Oscillatoria* обладают хорошо видимыми одиночными порами, расположенными у межклеточных перегородок. Поры являются не единственными образованиями на поверхности нитей. Гораздо чаще можно наблюдать многочисленные локальные выпуклости — «бородавки», максимальные размеры которых могут достигнуть половины ширины клетки. Одни

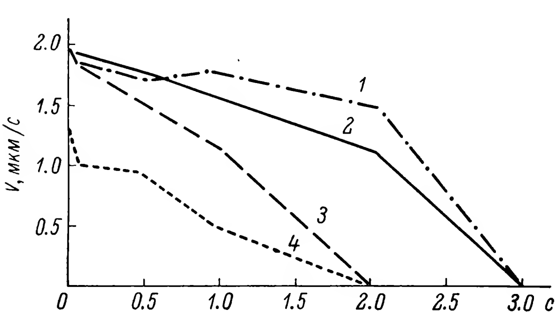


Рис. 4. Зависимость скорости поступательного движения *Phormidium ambiguum* от концентрации солей *c*.

1 — $MgSO_4$, 2 — $Ca(NO_3)_2$, 3 — $NaNO_3$, 4 — KCl.

нити *Phormidium* имеют на поверхности только «бородавки», другие — только поры, а третьи — и поры, и «бородавки» (рис. 6, *А*, *Б*). Интересны парные «бородавки» у *Spirulina major*. Наблюдается определенная закономерность в их расположении. Пары «бородавок» находятся у межклеточных перегородок, обращены наружу спиральной нити и пересекаются воображаемой линией, параллельной направлению движения (рис. 7). В проходящем свете «бородавки» имеют красноватый цвет. Поры у *Spirulina* пока не найдены. Изучение поверхности клеток водорослей поможет систематикам выявить дополнительные четкие признаки для классификации этих объектов.

Локомоторные зоны. Совокупность многочисленных наблюдений за активным движением водорослей порядка *Oscillatoriales* позволяет предположить у них наличие локомоторных, движительных, зон, которые могут охватывать всю нить (преимущественно короткие нити) или только ее часть. Локомоторная зона мобильна, она может мигрировать вдоль продольной оси нити, появляться и исчезать в любом ее месте. Существование локомоторных зон обусловлено относительной автономностью движения отдельных клеток и участков нити. В процессе активного движения по предметному стеклу нить *Spirulina major* способна самостоятельно открепляться от субстрата или прикрепляться к нему. Даже частичный контакт с субстратом (например, с твердой частицей, взвешенной в толще воды) позволяет ей совершать вращательно-поступательное движение, при этом отмечается значительный запас вращательного момента, способный раскрутить свободные концы или скрутить саму нить. В последнем случае наблюдается состояние петли (рис. 8). В результате несоответствия скоростей или направления вращения различных участков нити происходит скручивание последней.

О способности к самостоятельному движению отдельных участков нитей *Oscillatoria*, вызывающему местное скручивание нитей, писал еще G. Schmid (1918). Некоторые особенности активного движения синезеленых водорослей можно объяснить свободным перемещением локомоторной зоны вдоль нити. Так, при смещении локомоторной зоны к заднему по ходу движения концу нити передний, свободный, конец изгибается дугообразно (рис. 9). В данном случае движительный участок как бы толкает перед собой остальную часть нити. Переход нити в прямое (обычное) движение происходит при перемещении локомоторной зоны к переднему по ходу движения концу нити. Здесь движительный участок тянет за собой нить. Подобное явление чаще всего можно наблюдать у тонких (2 мкм) нитей *Oscillatoria*. У данных водорослей наблюдалось активное вращательно-поступательное движение небольших фрагментов, состоящих из 2—4 клеток. По-видимому, таковыми являются и минимальные размеры локомоторных зон у нитчатых форм. Наличие локомоторных зон, небольших участков нити, способных привести к движению всю нить, дает им возможность двигаться в висячей капле, в толще воды. Здесь нитям *Oscillatoria* и *Lyngbya* достаточно для движения наличия небольших твердых частиц, взвешенных в воде, других водорослей, комочков слизи, с которыми они могут соприкасаться несколькими клетками.

Спиральная организация поверхности нитей. L. Halfen и R. Castenholz (1970) обнаружили на поверхности оболочек клеток спирально расположенные микрофибриллы. На поверхности чехлов *Phormidium*, *Lyngbya* под световым микроскопом также видны скопления крупных фибрилл, идущих под углом в 25—30° к продольной оси водоросли. Характер разрывов пустых, покинутых чехлов (Geitler, 1932) еще раз подтверждает их спиральную организацию. В некоторых случаях имело место активное воздействие движущихся нитей на мельчайшие частички, находившиеся вблизи последних. Происходит спиральное движение частичек вокруг водорослей, причем направление вращения частичек обратно направлению вращения нити, а их перемещение вдоль нити прямо противоположно направлению поступательного движения послед-

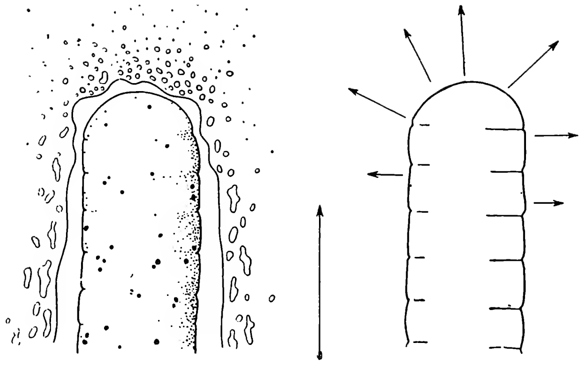


Рис. 5. Ореол из капель выброшенной жидкости и направление их выброса у *Phormidium.*

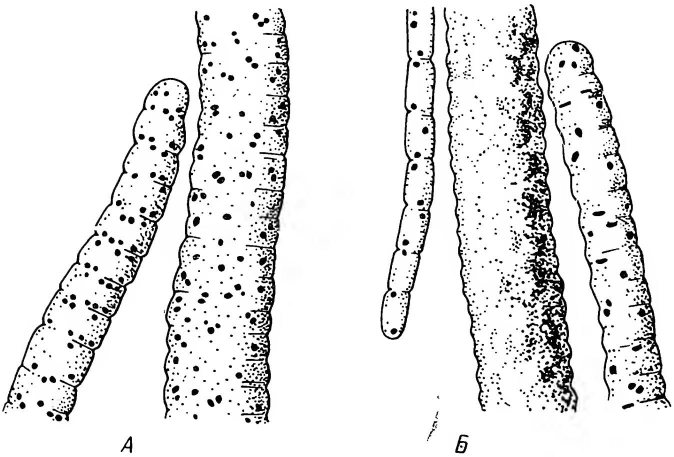


Рис. 6. Поры (*А*) и «бородавки» (*Б*) на поверхности нитей *Phormidium* и *Oscillatoria.*

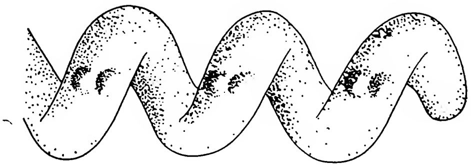


Рис. 7. «Бородавки» у *Spirulina.*

ней. Слизь начинает двигаться спирально вокруг нити со скоростью, близкой к скорости движения свободных нитей тогда, когда движение нитей тормозится микроманипулятором (Skuja, 1956; Wolk, 1973). Подобные явления свидетельствуют о возможном наличии спиральных токов жидкости вблизи поверхности нити. Создается впечатление, что спиральная организация поверхностей нитей передается их чехлам и слизистым футлярам. Поверхностные силы, способные осуществлять вращательное движение самих нитей, могут вызывать также появление спиральных токов слизи вокруг них.

Срывы при движении. В отдельных случаях наблюдалось явление резкого срыва (увеличения скорости поступательного движения) с прокручиванием на один оборот соприкасающихся и движущихся в противоположных направлениях нитей *Lyngbya* (рис. 10). Срывы чередуются с обычным вращательно-поступательным движением и повторяются через равные промежутки времени (периодически). Возможно, что их причиной

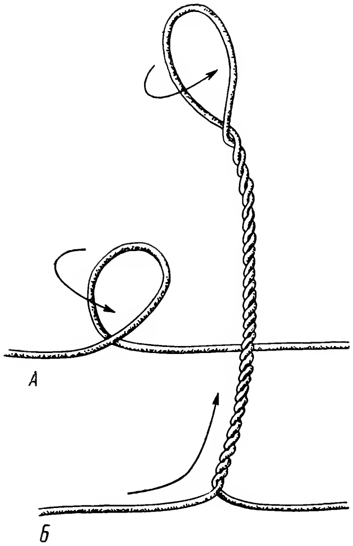


Рис. 8. Образование скручивающейся петли у нитчатых *Oscillatoriales*.

А — начальная стадия, *Б* — конечная стадия.

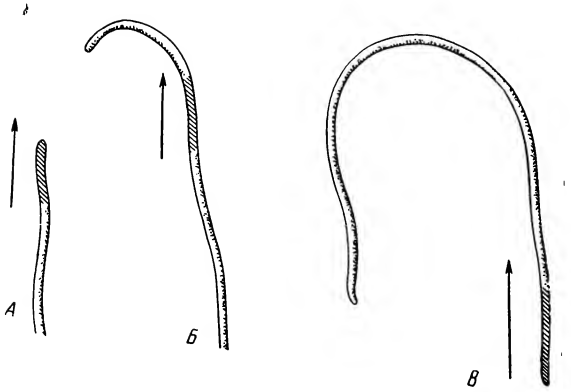


Рис. 9. Локомоторные зоны у *Oscillatoria*.

А — в верхней части нити, *Б* — в середине, *В* — в конце нити.

являются спиральные структуры, своеобразный микрорельеф на поверхности влагалища. С другой стороны, данное явление можно объяснить и некими периодическими сокращениями оболочек клеток.

Сокращение оболочек клеток. L. Halfen и R. Castenholz (1971) писали о возможности сокращения пучков микрофибрилл в оболочках клеток у *Oscillatoria* и образования движущихся выпуклостей на ее поверхности, способных отталкивать клетку от плотного субстрата. Нам неоднократно приходилось наблюдать под световым микроскопом сокращение у *Phormidium* и *Oscillatoria* обрывков оболочек клеток, оставшихся на концах трихомов после их фрагментации. Особенно четко оно было заметно у небольших гормогоний *Oscillatoria brevis*, состоящих из 30—35 клеток, на концах которых имелись остатки оболочки в виде воронки. Сокращения «воронки» повторялись через равные промежутки времени, проходили довольно плавно, попеременно на противоположных концах нити и только во время ее движения (рис. 11). Сокращались свободные участки оболочки, соединенные с поперечной перегородкой одной из верхушечных клеток.

В заключение можно сделать следующие выводы.

На характер движения синезеленых водорослей влияет уровень их морфологической организации, а также различные физико-химические факторы. Высокие и низкие температуры, интенсивное и длительное облучение УФ лучами, повышенные концентрации различных солей замедляют

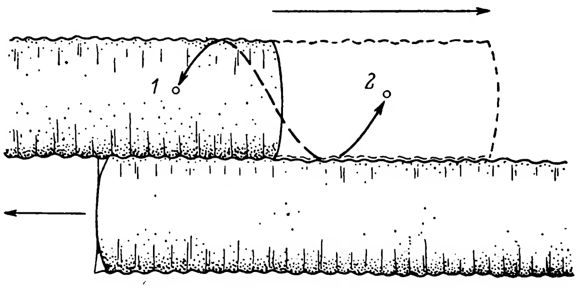


Рис. 10. Явление резкого срыва с прокручиванием.

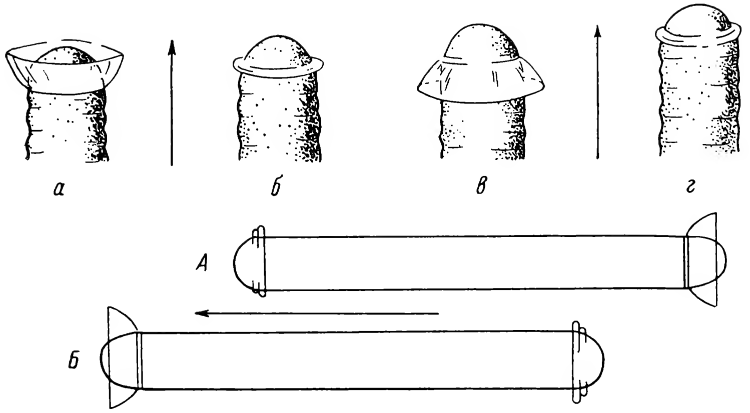


Рис. 11. Периодические сокращения остатков оболочки у движущихся нитей *Oscillatoria brevis*.

А — сокращение участка оболочки на переднем по ходу движения конце нити и расслабление ее на заднем конце; *Б* — расслабление участка оболочки на переднем конце с одновременным сокращением ее на заднем конце; *а* — фаза расслабления участка оболочки по направлению движения, *б* — фаза сокращения, *в* — фаза расслабления против направления движения, *г* — фаза сокращения.

двигательные реакции водорослей; температура от 25 до 35° С, наоборот, увеличивает скорость движения.

На поверхности нитей *Phormidium* и *Oscillatoria* наблюдаются крупные отверстия (до 1 мкм) — поры, через которые возможны выбросы слизистой жидкости.

Активное вращательно-поступательное движение нитей синезеленых водорослей возможно как на различных субстратах, так и в воде (в толще и на поверхности).

Непосредственным субстратом для движущихся нитей является сама слизь (слизистое поле, пленка), выделяемая ими по ходу движения.

У длинных нитей наблюдается относительная автономность движения отдельных участков. Поступательное движение осуществляется локомоторными зонами — небольшими участками нити, непосредственно контактирующими и связанными с субстратом.

Фиксированное (относительно субстрата) положение витков спирали у движущихся нитей рода *Spirulina*, большой запас вращательного момента позволяют предположить вращательное движение первоначальным.

Вращательно-поступательное (винтовое) движение синезеленых водорослей (порядок *Oscillatoriales*) — результат сложного взаимодействия нитей со слизистым футляром. Первичное, вращательное движение нитей переходит в поступательное (вращательно-поступательное) через взаимодействие спиральных структур оболочки клеток (или чехла нити) со структурами фиксированной относительно нитей слизи.

Периодические продольные сокращения оболочки клеток во время активного движения нитей, возможно, механически обеспечивают как вращение последних, так и выбросы слизистой жидкости.

ЛИТЕРАТУРА

Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. (1953). Определитель пресноводных водорослей СССР, 2. Синезеленые водоросли. М., Советская наука. — Горюнова С. В. (1950). Химический состав и прижизненные выделения синезеленой водоросли *Oscillatoria splendida* Grew. М.; Л., Изд. АН СССР. — Горюнова С. В. (1955). Явление хищничества у синезеленых водорослей. Микробиология, 24, 3. — Еленкин А. А. (1923). О двух видах *Chroococcaceae* из Олонецкой губ. Бот. мат. Инст. спор. раст. Гл. бот. сада, 2, 2. — Еленкин А. А. (1936). Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. М.; Л., Изд. АН СССР. — Жилкина И. Н., Малышев О. Г. (1969). К вопросу о движении синезеленых водорослей. Бот. ж., 54, 10. — Конгисер Р. А. (1932). К познанию движения одноклеточных синезеленых организмов. Бот. ж. 17, 4. — Кондратьева Н. В. (1975). Морфогенез и основные пути эволюции гормогониевых водорослей. Киев, Наукова думка. — Перфильев Б. В. (1915). О движении синезеленой водоросли *Synechococcus.* Микробиол., 2. — Adanson M. (1763). Familles des plantes, 2, 13. — Borzi A. (1914). Studi sulle mixoficee. Nuov. Giorn. Bot. Ital., n. ser., 21. — Castenholz R. W. (1968). The behavior of *Oscillatoria terebriformis* in hot springs. J. Phycol., 4, 2. — Castenholz R. W. (1973). Movement. In: The biology of blue-green algae. Ed. by N. G. Carr and B. A. Whitton. Oxford etc. — De Bary A. (1863). Beitrag zur Kenntnis der Nostocaceen, insbesondere der Rivularien. Flora, 46. — Dodd T. D. (1954). A note on the increase in flake size of *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. Proc. Jowa Acad. Sci., 60. — Fritsch F. E. (1945). The structure and reproduction of the algae. Cambridge, Univ. Press, 2. — Geitler L. (1932). *Cyanophyceae.* In: Rabenhorst's Kryptogamen-flora. Bd. 14. Leipzig. — Halfen L. N., Castenholz R. W. (1970). Gliding in blue-green alga. A possible mechanism. Nature (Engl.), 225, 5238. — Halfen L. N., Castenholz R. W. (1971). Gliding motility in the blue-green alga *Oscillatoria princeps.* J. Phycol., 7. — Harder R. (1918). Über die Bewegung der Nostocaceen. Z. Bot., 10. — Hortobágyi T. (1958). Nouvelles observations concernant la multiplication des algues (Cyanophycées). Acta bot. Acad. Sci. Hung., 4. — Jarosch R. (1964). Gleitbewegung und Torsion von Oscillatorien. Österr. bot. Z., 111, 1. — Lund J. W. (1950). Algological Notes IV. Motility in unicellular and colonial *Myxophyceae* and records of the occurrence of some of the species in Great Britain. The Naturalist, 835. — Skuja H. (1956). Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton schwedischer Binnengewässer. Nowa acta regiae soc. Sci. Upsaliensis, ser. 4, 16. Uppsala. — Schmid G. (1918). Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. Festschr. Zum siebzigste Geburtst. von. E. Stahl. Flora, N. F., 11. — Schmid G. (1919). Ein Hilfsmittel zum Unterscheiden verschiedener *Oscillatoria* und *Phormidiumarten.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 37. — Schmid G. (1921). Über Organisation und Schleimbildung bei *Oscillatoria jenensis* und das Bewegungsverhalten künstlicher Teilstücke. Jahrb. Wiss. Bot., 60. — Schwabe G. H. (1964). Lagerbildungen hormogonaler Blaualgen in thermalen und anderen extremen Biotopen. Verh. Int. Ver. theoret. und angew. Limnol., 15, 2. — Vaucher J. P. (1803). Histoire des Conserves d'eau douce. Génève. — Walsby A. E. (1968). Mucilage secretion and the movements of blue-green algae. Protoplasma, 65. — Wolk C. P. (1973). Blue-green algae. Bacteriol. Rev., 3.

Тираспольский государственный
педагогический институт.

Получено 26 I 1978.

УДК 581.84 : 582.738.

М. А. Гуленкова

СТРУКТУРА УЗЛА И ХОД ПУЧКОВ ЛИСТОВОГО СЛЕДА У РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ОСОБЕЙ *OROBUS VERNUS* (*FABACEAE*)

M. A. GULENKOVA. NODAL STRUCTURE AND LEAF TRACES IN THE INDIVIDUALS OF DIFFERENT AGES OF *OROBUS VERNUS* (*FABACEAE*)

У разновозрастных особей сочевичника весеннего *Orobus vernus* (проростков, имматурных и генеративных растений) узел трехлакунный, листовой след — трехпучковый. У проростков возможно формирование однолакунного узла с тремя или одним листовым следом. В стебле у растений разных возрастных групп отмечено разное поведение *M*-пучка и *L*-пучков: у проростков проявляется бо́льшая индивидуальность медианных пучков, а у взрослых особей — латеральных. Проростки от более взрослых особей отличаются также характером формирования лакун и практически полным отсутствием пучков-спутников, или связующих пучков, в междоузлиях. От молодых особей к взрослым у сочевичника изменяется угол «вхождения» пучков из листа в стебель (у генеративных особей он более острый) и возрастает число пучков, идущих по стеблю.

Строение узла может быть использовано в таксономии, а также при установлении родственных связей между видами и таксонами более высокого ранга (Sinnott, 1914; Радкевич, 1947; Завалишина, 1947, 1966; Анели, 1962; Тахтаджян, 1964; Имс, 1964; Письяукова, 1966; Шабес, 1966; Эсау, 1969, и др.).

По мере изучения структуры узла у разных видов растений было обнаружено, что наряду с постоянством нодальной организации для вида возможна вариабельность в числе и взаимном расположении пучков листового следа не только у разных его экземпляров, но и на одном и том же побеге (Письяукова, 1966; Эсау, 1969). В литературе неоднократно отмечалось отличие строения семядольного узла от других узлов побега (Bailey, 1956; Тахтаджян, 1964; Имс, 1964; Барыкина, Гуланян, 1974а; Кондратьева-Мельвиль, 1974; Гуленкова, 1976, и др.). На возможность более широких изменений структуры узла в процессе индивидуальной жизни растения указывали A. Gravies (1935, цит. по: Александров, 1938), I. Bailey (1956), В. К. Василевская с соавторами (1973), Р. П. Барыкина, Т. А. Гуланян (1974б, 1975) и др.

Мы провели анатомические исследования стебля у разновозрастных особей сочевичника весеннего *Orobus vernus* L. с целью использования данных по структуре узла наряду с другими признаками для характеристики возрастного состояния растения. Кроме того, изучение становления структуры узла в онтогенезе растения дает дополнительный материал для филогенетических выводов (Письяукова, 1966).

В процессе индивидуальной жизни сочевичника весеннего можно наметить пять возрастных периодов, в каждый из которых растение характеризуется определенной морфологической структурой надземных и подземных органов (Гуленкова, 1968, 1974). В данной работе изложен материал, полученный при анатомическом анализе стебля проростков (растения первого года жизни), вегетативных (имматурных — по классификации возрастных состояний растений Т. А. Работнова, 1950) и генеративных растений. Для проростка сочевичника характерно наличие в подземной сфере системы главного корня и базальной части надземного побега с семядолями, которые выполняют запасающую функцию, и обычно двумя чешуевидными листьями. В надземной сфере образуется побег с одним чешуевидным листом, выше которого развертываются 2—3 сложных парноперистых зеленых листа с одной парой листочков. У имматурных растений в почве размещаются укороченное корневище с мочкой придаточных корней, базальная часть надземного побега с чешуевидными листьями, а в надземной среде на вегетативном побеге развертываются зеленые листья с двумя парами листочков. У генеративных растений зеленые листья обычно имеют 3—5 пар листочков; в подземной сфере образуется укороченное корневище с многочисленными придаточными шнуровидными корнями. Побеги у сочевичника весеннего на всех этапах его онтогенеза ортотропные удлиненные однолетние, возобновляющиеся симподиально.

Сбор материала для анализа узлов и прилегающих к ним междоузлий у разновозрастных особей сочевичника проводили в елово-березовом лесу Истринского р-на Московской обл. С целью получения сравнимого материала серии поперечных срезов стебля делали всегда на уровне первых двух (трех) зеленых листьев.

Как ранее было установлено, у взрослых экземпляров сочевичника весеннего узел трехлакунный и через каждую из лакун в стель включается по одному пучку листового следа, один из которых, медианный, принадлежит листу, отходящему от стебля на уровне данного узла, а два других, латеральных, связаны с листом, отходящим от стебля на одно междоузлие выше (Завалишина, 1947; Гуленкова, 1977). Такое разновременное с разрывом в одно междоузлие включение в стель пучков одного и того же листового следа характерно для растений всех изученных нами возрастных состояний. Но наряду с этим общим признаком были обнаружены различия, присущие разновозрастным особям, по характеру образования лакун, протяженности пучков листового следа, их числу.

У проростков, собранных в июле, на побеге насчитывается 2—3 зеленых листа. Число пучков в центральном цилиндре стебля равно четырем (рис. 1, *А*). Два более крупных из них M_1 и M_2 являются медианными пучками листовых следов от двух вышерасположенных на побеге листьев

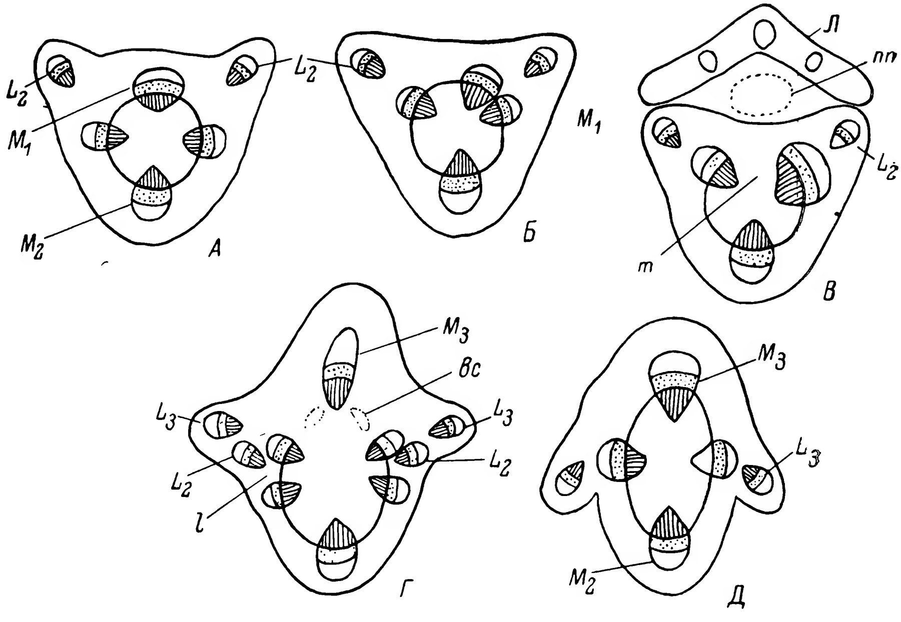


Рис. 1. Схемы поперечных срезов стебля *Orobus vernus*, сделанных в нисходящем направлении на побеге проростка.

А — стебель над узлом; *Б—Г* — узел; *Д* — средняя часть междоузлия.
M_1, M_2, M_3 — медианные пучки трех листовых следов; L_2, L_3 — латеральные пучки соответствующих листовых следов; *т* — медианная лакуна; *l* — латеральная лакуна; *пп* — пазушная почка; *л* — лист; *вс* — веточный след.

(или их зачатков в верхушечной почке). Пучок M_1 проходит в стебле уже второе, а пучок M_2 — первое междоузлие после включения в стебель. Накрест супротивно медианным пучкам расположены синтетические пучки стели (назовем их для удобства изложения боковыми пучками). В крыловидных выростах стебля, или в «ушках», находится по одному коровому пучку. Это латеральные пучки L_2 листового следа от листа ближайшего узла над рассматриваемым междоузлием. Пучки L_2 проходят первое междоузлие после вхождения из листа в стебель.

Форма стебля меняется по длине междоузлия, и в его основании, над узлом, стебель по очертанию приближается к треугольному с несколько округленными «углами» (рис. 1, *А*). Основание «теугольника» обращено в сторону расположенного чуть ниже листа. В двух углах «треугольника» находятся пучки L_2, а в его вершину вдается пучок M_2 того же листового следа, к которому принадлежат пучки L_2. Медианный пучок M_2 в отличие от двух латеральных L_2 входит в состав центрального цилиндра.

Еще до установления тесных контактов между тканями стебля и листа в стеле начинаются перестройки во взаимном расположении пучков. Два синтетических («боковых») пучка несколько отклоняются в сторону пучка M_1, прошедшего уже два междоузлия по стеблю (рис. 1, *Б*). В свою очередь пучок M_1 приближается к одному из синтетических и сливается с ним. В результате в центральном цилиндре оказываются три пучка вместо четырех (рис. 1, *В*). Иногда боковой и возникший синтетический пучки так близко подходят друг к другу, что образуется один пучок, который на поперечном срезе имеет дугообразную форму. В подобных случаях в стели насчитывается всего лишь два пучка: M_2 и синтетический, состоящий из слившихся двух «боковых» и M_1.

При наличии трех пучков в центральном цилиндре между вновь образовавшимся синтетическим и «боковым» пучками возникает центральная, или медианная, лакуна узла (рис. 1, *В*). При образовании единого дугообразного синтетического пучка медианная лакуна формируется в резуль-

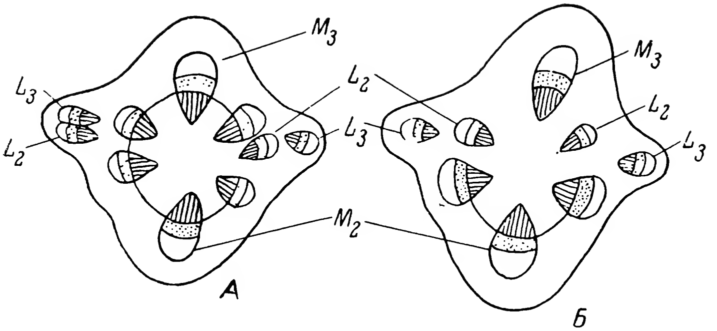


Рис. 2. Схемы поперечных срезов стебля проростков *Orobus vernus*.

А — нижняя зона узла, один из латеральных пучков листового следа (L_2) включается в стель, а другой остается в коре и сливается с латеральным пучком (L_3) другого листового следа; *Б* — узел однолакунный, трехпучковый; в одну центральную лакуну включаются медианный ((M_3) и латеральные (L_2) пучки.

тате последующего «раздвоения» этого пучка и образования двух пучков, окаймляющих лакуну m.

Коровые пучки L_2 на уровне узла приближаются к пучкам центрального цилиндра. В коре же появляются латеральные пучки L_3, связывающие стебель с отходящим от рассматриваемого узла листом (рис. 1, *Г*). Через медианную лакуну m в стель включаются пучки веточного следа и затем пучок M_3 того же листового следа, которому принадлежат указанные выше пучки L_3. Несколько позднее через боковые лакуны, образованные в результате «расщепления» пучков, окаймляющих центральную лакуну, в стель входят пучки L_2 и каждый из них сливается с одним из соседних пучков.

В результате описанных преобразований на очень коротком участке стебля можно обнаружить шесть пучков в центральном цилиндре: M_2, M_3 и две пары боковых пучков. Но очень скоро пучки каждой пары боковых сливаются друг с другом (и с пучками веточного следа, если таковые есть), и в центральном цилиндре вновь насчитывается четыре пучка. Наличие четырех пучков стели и двух коровых пучков характерно для междоузлия проростка (рис. 1, *Д*). Из них два являются медианными пучками листовых следов, а два — синтетические пучки стели.

По мере приближения к следующему узлу вниз по побегу наблюдаются перестройки, с описания которых мы начали изложение материала по структуре узла у проростков на уровне зеленых листьев.

Приведенная схема узла типична для проростка, но не является единственно возможной. Отмечены случаи, когда латеральные пучки или один из них не включаются в центральный цилиндр на уровне очередного узла, а продолжают спускаться вниз в состав уже синтетического корового пучка, который образуется в результате слияния латеральных пучков листовых следов от следующих друг за другом на побеге листьев (рис. 2, *А*). При этом если пучок L не включается в стель, может формироваться латеральная лакуна (этот случай отмечен на рис. 2, *А*), но она может и отсутствовать. Кроме того, у проростка иногда на уровне узла наблюдается формирование только одной центральной лакуны, через которую в стель включаются и медианный, и латеральный пучки (рис. 2, *Б*).

У имматурных растений, у которых на вегетативном побеге развертываются три, реже — четыре зеленых листа, над вторым листом срединной формации стебель обычно имеет десять пучков (рис. 3, *А*). Два из них, расположенных друг против друга и обозначенных на схеме M_1 и M_2, являются медианными пучками листовых следов от вышерасположенных листьев; между ними проходят по три пучка стели; в крыльях стебля имеется по одному коровому латеральному пучку.

На уровне узла начинает формироваться медианная лакуна при «расчленении» пучка M_1 стели (рис. 3, *Б*, *В*). Пучки веточного следа, объеди-

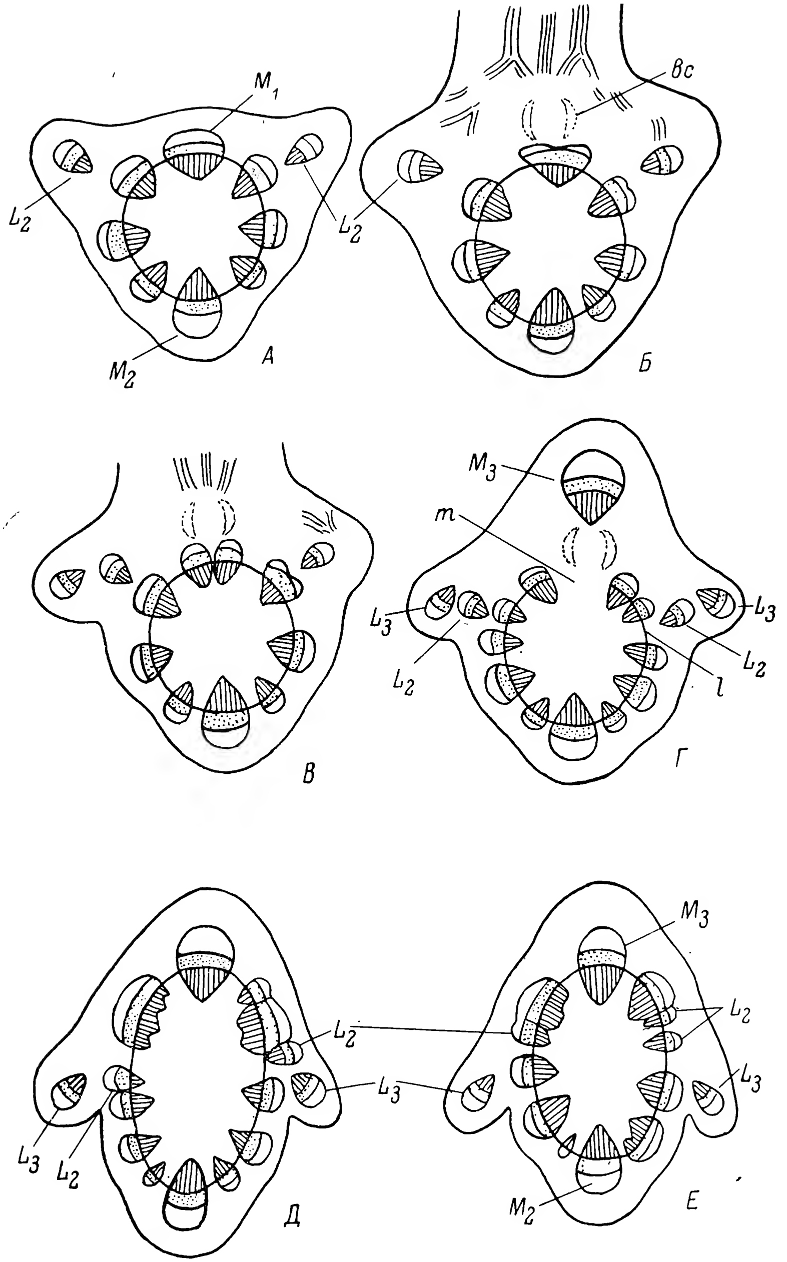


Рис. 3. Схемы поперечных срезов стебля имматурного растения, сделанных в нисходящем направлении.

А — стебель над узлом; *Б—Г* — узел; *Д*, *Е* — междоузлие. Обозначения те же, что и на рис. 1.

ненные в две группы, присоединяются соответственно к пучкам, окаймляющим образовавшуюся медианную лакуну. В ту же лакуну входит пучок M_3 листового следа от листа, связанного со стеблем на уровне рассматриваемого узла. Латеральные пучки L_3 того же листового следа включаются в кору (рис. 3, *В*, *Г*), где сохраняются на протяжении всего расположенного ниже междоузлия (рис. 3, *Д*, *Е*). В образовавшиеся в стели боковые лакуны входят пучки L_2 листового следа от вышерасположенного листа (рис. 3, *Г*, *Д*).

Таким образом, на уровне узла так же, как и у проростков, произошло включение в стель трех пучков: медианного и двух латеральных, но при-

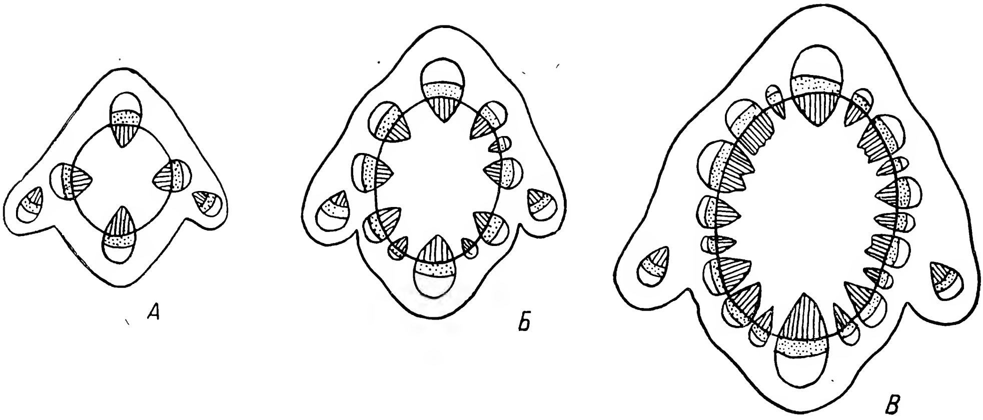


Рис. 4. Схемы поперечных срезов стебля на уровне междоузлия, сделанных на побегах разновозрастных особей.

А — стебель проростка, *Б* — стебель имматурного растения, *В* — стебель генеративного растения.

надлежащих разным листовым следам. У проростков и имматурных растений в образовании лакуны *т* имеется различие: у имматурных растений она формируется в результате «расщепления» пучка *М*, а у проростков — при «отклонении» пучка *М* в сторону. Кроме того, у имматурных растений не было обнаружено однолакунного трехпучкового узла, который встречался у проростков.

У имматурных растений сочевичника весеннего вхождение в стель медианного пучка обычно несколько опережает включение латеральных (рис. 3, *Д*). Но у отдельных экземпляров наблюдались одновременное вхождение в стель трех пучков и даже некоторое опережение во включении латеральных пучков в стель по сравнению с медианным.

Медианные пучки листовых следов обычно на протяжении двух междоузлий сохраняют индивидуальность. Латеральные пучки как индивидуальные проходят по коре, но после включения в стель их поведение может быть различным. Чаще латеральные пучки, войдя в лакуну, вступают в контакт с одним из соседних пучков, обычно с тем, который обращен в сторону вошедшего в стель пучка *М*. Реже они сохраняют некоторое время самостоятельность, а потом сливаются с одним из соседних пучков. Нередко их связи с другими пучками стели осуществляются через связующие пучки, или пучки-спутники (Гуленкова, 1977), которые отделяются от латерального или другого, соседнего с ним пучка, некоторое время сохраняют самостоятельность, а потом присоединяются к параллельно идущему пучку. Пучки-спутники обычно небольших размеров и возникают они между разными пучками стели. Так формируется в стебле транспортная система, состоящая из крупных и более мелких пучков, обеспечивающих связь между первыми на протяжении междоузлия.

В верхней части междоузлия у имматурных растений в стели можно обнаружить 10 (12) пучков. Ближе к очередному узлу пучков становится меньше за счет слияния некоторых из них друг с другом, и обычно, как было отмечено выше, общее число равно 8.

При анализе узла у рассмотренных возрастных групп растений — проростков и имматурных — обращает на себя внимание тот факт, что вхождение пучков из листа в стебель идет под большим углом, который близок к прямому. Поэтому на срезах, сделанных поперек стебля в области узла, можно видеть параллельно идущие в нижней части черешка три пучка, из которых два боковых при приближении к основанию листа разветвляются (рис. 3, *Б*), и наружная их ветвь вместе с другими пучками прилистника принимает участие в формировании латерального пучка листового следа, а внутренняя подходит к срединному пучку и сливается

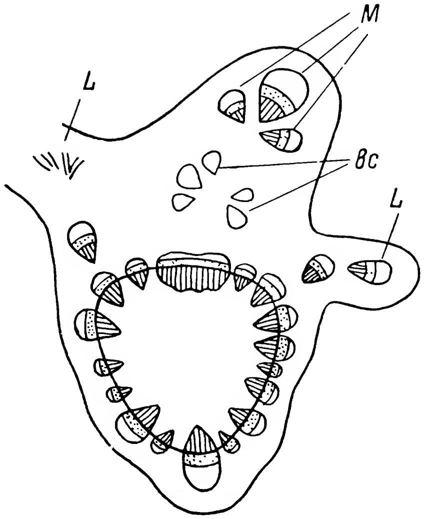


Рис. 5. Схема поперечного среза стебля генеративного растения в верхней части узла.

M и *L* — пучки одного листового следа; *вс* — пучки веточного следа.

с ним (рис. 3, *В*, *Г*). В последнем случае происходит формирование медианного пучка листового следа.

При переходе к генеративному периоду в жизни растения наблюдается дальнейшее усиление васкулярной системы стебля, проявляющееся в увеличении числа пучков, идущих по стеблю (рис. 4).

Анализ серии последовательных срезов через междоузлия показал, что с переходом растения от одного возрастного состояния к другому увеличиваются не только общее число пучков, но среди них и число пучков-спутников, или связующих пучков, благодаря которым осуществляется контакт между проводящими пучками стебля.

Узел генеративного побега трехлакунный. Пучки листового следа входят в стебель под более острым углом, чем на побегах молодых вегетативных особей. Видимо, поэтому в верхней части узла, в зоне, переходной между стеблем и листом (Имс, 1964), на поперечном срезе можно обнаружить три пучка, пересеченные почти поперечно (а не продольно, как у молодых растений — рис. 3, *Б*, *В*); они образуют медианную группу листового следа (рис. 5). Еще до образования центральной лакуны эти пучки сливаются и возникает синтетический пучок *M*. В стель на уровне узла у генеративных побегов включаются три пучка: синтетический медианный и два латеральных. Медианный и латеральные пучки одного узла принадлежат разным листовым следам.

Медианная лакуна формируется при «расщеплении» медианного пучка, связанного с листом, отходящим от стебля, на два междоузлия выше от рассматриваемого узла. Через эту лакуну в стель включаются пучки веточного следа и центральный пучок листового следа. У генеративных растений, у которых из пазух зеленых листьев выходят соцветия, в стель входят более мощные пучки веточного следа в отличие от растений предшествующих возрастных групп, у которых пазушные почки закладываются, но обычно не превращаются в побеги.

Латеральные лакуны формируются или при «расщеплении» синтетических пучков стели или путем их «расхождения».

Медианный и латеральные пучки в составе стели вступают в контакт с соседними пучками или путем слияния с ними (латеральные пучки), или через пучки-спутники (медианный пучок и латеральные). Реже пучок *M* сохраняет индивидуальность и на протяжении междоузлия.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. У сочевичника весеннего от проростка до генеративного состояния наблюдается увеличение числа проводящих пучков в стебле.

2. Параллельно с усилением проводящей системы увеличивается частота контактов между пучками при переходе от одного возрастного состояния к другому.

3. В процессе онтогенеза сочевичника меняется структура узла, стабильность которого усиливается с возрастом растения; изменяются протяженность пучков листового следа, угол «вхождения» пучков из листа в стебель.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1938). Реферат работы А. Гравп (Теория листовых следов». Бот. ж., 23, 2. — Анели Н. А. (1962). Анатомия проводящей системы побега и систематика растений. Автореф. докт. дис. Тбилиси. — Барыкина Р. П., Гуланян Т. А. (1974а). Морфолого-анатомическое исследование *Hepatica nobilis* Garsault. Бюл. МОИП, отд. биол., 79, 2. — Барыкина Р. П., Гуланян Т. А. (1974б). Морфолого-анатомическое исследование *Pulsatilla violacea* Rupr. и *P. aurea* (N. Busch) Juz. в онтогенезе. Вестн. МГУ, биол., почвовед., 6. — Барыкина Р. П., Гуланян Т. А. (1975). Морфолого-анатомическое исследование *Actaea spicata* L. и *A. erythrocarpa* Fisch. в процессе их индивидуального развития. Вестн. МГУ, биол., почвовед., 1. — Василевская В. К., Баранов М. П., Борисовская Г. М. (1973). Строение розеточного растения *Plantago major* L. в первый год жизни. Бот. ж., 58, 1. — Гуленкова М. А. (1968). Становление жизненной формы в процессе онтогенеза у *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. Учен. зап. Пермск. пед. инст., 64. — Гуленкова М. А. (1974). Сочевичник весенний. В кн.: Биол. флора Москов. обл., 1. М., Изд. МГУ. — Гуленкова М. А. (1976). К анатомии стебля копытня европейского *Asarum europaeum* L. Бюл. МОИП, отд. биол., 81, 2. — Гуленкова М. А. (1977). К анатомии стебля у *Orobus vernus* L. Бюл. МОИП, отд. биол., 82, 6. — Завалишина С. Ф. (1947). Теория листовых следов в применении к р. *Pisum*. Учен. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена, 46, 7. — Завалишина С. Ф. (1966). О строении узлов у некоторых травянистых двудольных и однодольных растений. Учен. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена, 310. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. М., Мир. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1974). Морфологическое и анатомическое строение *Papaver somniferum* L. в онтогенезе. Бот. ж., 57, 3. — Письяукова В. В. (1966). Виды сверций СССР и их значение в истории его горной флоры. Учен. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена, 310. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, 3, 6. — Радкевич О. Н. (1947). О теоретических основах анатомии проводящего аппарата. Вестн. ЛГУ, 2. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., Наука. — Шабес Л. К. (1966). Значение анатомического строения видов сверции семейства *Gentianaceae* для систематики рода. Учен. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена, 310. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. М., Мир. — Bailey I. W. (1956). Nodal anatomy in retrospect. Arn. arbor. J., 37. — Sinnott E. W. (1914). The anatomy of the node as in aid in the classification of the angiosperms. Amer, J. Bot., 1.

Московский государственный
педагогический институт.

Получено 22 VII 1978.

УДК 71 (519.3)

Д. Л. Врищ

САДЫ И ПАРКИ КНДР

D. L. VRISCH. KPDR GARDENS AND PARKS

Корейская Народная Демократическая Республика — южный сосед нашей страны на Дальнем Востоке. Естественно, что флора КНДР близка к флоре Приморского края и в то же время значительно отличается наличием в ней представителей более южных широт, многие из которых нам известны только по книгам и гербарным образцам. Отсюда было понятно наше желание посетить страну, когда мы получили любезное приглашение Академии наук КНДР.

Такие поездки сотрудники Ботанического сада ДВНЦ АН СССР осуществили в 1972, 1977 и 1978 гг.

Коллеги-ботаники и представители Академии наук КНДР делали все, чтобы наши поездки были интересными и приятными. Они охотно делились своими знаниями и опытом. Состоялись встречи по обмену опытом зеленого строительства, обсуждались вопросы ассортимента, принципов и методов паркостроения, техники и способов ухода за посадками, охраны и размножения редких и экзотических декоративных видов, а также охраны растительного мира.

КНДР — сравнительно молодая республика. Совсем юные у нее ботанические учреждения, сады, парки и скверы. Некоторые парки и сады только закладываются, другая часть этих объектов входит в стадию зрелости. Старые парки и сады в КНДР практически не сохранились.

Корни искусства паркового строительства уходят в этой стране далеко в глубь веков. На стиль и формирование паркостроения несомненно оказали влияние культуры соседних народов, и это отчетливо проявляется в отдельных элементах. И все же это искусство в КНДР — яркое и самобытное, сумевшее пронести сквозь века свой национальный колорит.

Правительство КНДР выделяет большие средства на капитальные сооружения в парках, садах, скверах и на строительство других объектов массового отдыха трудящихся. Темпы строительства растут с каждым годом, и мы смогли воочию в этом убедиться. Обычно используются малопригодные для интенсивного земледелия сопки, покрытые преимущественно растительностью из *Quercus dentata* — дуба зубчатого — с бедным подлеском. Высота дуба в таких лесах не превышает 2—3 м.

В КНДР довольно часто встречаются крупные парковые ансамбли, у которых размеры, формы и продуманность отдельных композиций могут служить образцом классического сочетания фрагментов парка. Многоплановые парки, как правило, включают места отдыха для населения, увеселительные площадки, беседки в национальном стиле для отдыха, водоемы с лотосом или каскады водопадов, оформленные большими камнями, ажурные висячие и перекидные мостики и другие элементы. Художественные достоинства и эстетическое восприятие парков Северной Кореи трудно переоценить.

Парки в КНДР закладываются очень быстро и являются предметом внимания и заботы всего народа. Применение крупного посадочного материала и тщательный уход позволяют иметь в хорошем состоянии парк уже через 2—3 года.

Принципы устройства парков можно кратко охарактеризовать таким образом: обилие хвойных вечнозеленых видов, форм и разновидностей деревьев и кустарников, на фоне которых высажены группами и одиночно красивоцветущие деревья и кустарники дикорастущей флоры. Экзоты применяются для украшения особо парадных мест.

Отличительной особенностью техники озеленения в КНДР является частая стрижка деревьев и кустарников, включая и хвойные. Им придается простая или замысловатая формы.

Достопримечательностью и гордостью г. Пхеньяна является парк на горе Моранбо. Он расположен почти в центре города. Это самый первый парк в КНДР, заложенный в честь освобождения от японских захватчиков.

Основу парка составляют лесные породы, относящиеся к родам *Pinus*, *Picea*, *Biota*, *Abies*, *Larix*, *Taxus*, *Juniperus*. Кустам можжевельника придаются самые различные геометрические формы или же контуры зверей, птиц и т. д. В парке, кроме хвойных, много красивоцветущих лиственных деревьев и кустарников местной флоры. Высажено по нескольку видов родов *Cerasus*, *Armeniaca*, *Sorbus*, *Crataegus*, *Malus*, *Prunus* (включая и махровые формы), *Spiraea*, *Rhododendron*, *Forsythia*, *Syringa*, *Viburnum*, *Rosa*, *Padus* и другие растения.

Парадные места парка украшены гинкго двулопастным, отдельные особи которого достигают более 70 см в диаметре, древовидными пионами, розанами, глицинией, диаметр ствола которой превышает 10 см, магнолиями. На самой высокой точке парка находится беседка со смотровой площадкой. Беседка выполнена в национальном стиле и богато украшена резьбой по дереву, раскрашена в желтый, синий, зеленый, красный, черный и серый цвета. К беседке ведет лестница из крупных камней с красивым обрамлением зеленью из дикорастущих роз, форзиции, глицинии и можжевельников.

Травянистый покров парка скудный. На скальных участках изредка встречаются дикорастущие хризантемы. В цветочном оформлении предпочтение отдано сравнительно небольшому набору однолетних культур: сальвия, петуния, львиный зев, циния. Есть в парке и посадки из дикорастущих хризантем, ирисов, беламканды и лириоппе.

Большим вниманием и заботой пользуются ботанические объекты, связанные с именем Ким Ир Сена. К таким комплексам следует отнести парки в Мангиде, Техонсан, Пунхари. По своему строению и композиции это скорее всего лесопарки, основными лесообразующими видами которых являются дуб зубчатый и сосна густоцветковая. В подлеске встречаются 2—3 вида рододендрона, травянистый покров крайне скуден.

Естественный состав лесов обогащается посадками пихты цельнолистной, лиственниц даурской и Любарского, плакучих ив, можжевельников, тиса. Всего в парках Мангиде, Техонсан, Пунхари больше 90 видов растений, включая и экзоты.

Центральный ботанический сад в г. Пхеньяне основан в 1959 г. Перед ботаниками сада поставлены большие задачи: изучение новых видов и использование их в народном хозяйстве; распространение ботанических знаний среди населения, и особенно среди подрастающего поколения, и практическая задача — сделать Ботанический сад местом отдыха трудящихся.

Ботанический сад занимает территорию в 200 га, включая территории детского парка, зоопарка и лесопарковой части. Коллекции деревьев и кустарников насчитывают более 2 тыс. видов, форм и разновидностей. В саду выделены несколько участков: систематический, дендрарий, лекарственных и технических культур, декоративный, плантация новых растений, экологический и интродукционный.

Большое внимание уделяется дендрологической коллекции. Растения в ней высажены группами от 5—10 до 50 экземпляров одного вида. Часть видов представлена рядовыми посадками, например декоративные виды для создания аллей из магнолии, берез, липы и плетистых роз.

Знакомство с богатой коллекцией хвойных начинается уже у входа в Ботанический сад, где высажен огромный экземпляр *Juniperus chinensis* var. *horizontalis*, площадь кроны которого больше 100 м^2, возраст его превышает 200 лет.

Почти вся коллекция хвойных в 1978 г. достигла зрелости и обильно плодоносит. Хорошо представлены комплексы из представителей родов *Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Juniperus*, *Taxus*, *Abies*, *Biota*, *Chamaecyparis*, *Cephalotaxus*, *Tsuga*, *Metasequoia* и ряда других.

Коллекции листопадных деревьев и кустарников создавались гораздо позже; набор видов в них уже сейчас значителен и представляет большой практический интерес.

Основное внимание при подборе коллекций направлено на увеличение декоративности и на контрастность с хвойными породами. В коллекции имеются представители родов *Cornus*, *Aralia*, *Kalopanax*, *Tilia*, *Juglans*, *Ligustrum*, *Abelia*, *Prunus*, *Malus*, *Crataegus*, *Acer*, *Syringa*, *Benzoin*, *Sorbaria*, *Spiraea*, *Celtis*, *Euonymus*, *Magnolia*, *Catalpa*, *Fagara*, *Evodia*, *Stewartis*, *Paulownia*, *Populus*, *Platanus*, *Zelkova*, *Ailanthus*, *Fraxinus*, *Ziziphus*, *Quercus*, *Castanea*, *Albizia* и ряд других.

Строительство ботанического сада продолжается, намечено создание музея и гербарного корпуса. Оранжерея с коллекцией тропических и субтропических растений уже функционирует. По мере необходимости экспозиции полностью заменяются, при этом пересаживаются деревья 5—7 м высотой, причем приживаемость таких посадок от 90 до 100%.

Ботанический сад находится в черте города, но следов загазованности или же пыли мы не наблюдали. Чистоту и ухоженность посадок «оценили» фазаны, которые охотно гнездятся на территории сада.

У корейского народа особой любовью и популярностью пользуются три группы растений: хвойные — за вечнозеленый наряд, рододендроны — за ранний срок цветения, красивые и ярко окрашенные цветки, и хризантемы, цветки которых распускаются поздно и не боятся первых заморозков. В последние 5 лет в посадках применяются различные виды магнолии. Культура магнолии в условиях г. Пхеньяна очень трудоемка. Для того чтобы уберечь молодые растения от зимних холодов, их ветки, а иногда и полностью стволики обматывают жгутом из рисовой соломы. Так же поступают, если желают сберечь экзоты, которые плохо зимуют в этой части страны.

Озеленение улиц, каналов, набережных рек мало чем отличается от наших рядовых посадок. Вдоль улиц и бульваров обычно высажены платаны, плакучие ивы, гинкго, реже — магнолии и метасеквойи. Почти каждое дерево снабжено этикеткой с номером. Нижние ветви деревьев отпиливаются и используются в хозяйстве.

Корейские ботаники законно гордятся тем, что научились размножать и успешно культивировать интереснейший, редчайший вид *Metasequoia glyptostroboides*.

Города КНДР изобилуют двумя видами форзиции, которую называют «кэнари». Форзицию применяют для озеленения самых различных типов посадок: для озеленения и декорирования газонов, крутых склонов, подпорных стен; как стриженый кустарник на бордюрах. Это растение легко размножается вегетативным и семенным путями, имеет красивые темно-зеленые жесткие листья и обильные ярко-желтые с сильным запахом весенние цветки и поэтому широко применяются в озеленении городов и поселков. В условиях Пхеньяна у форзиций иногда бывает обильное вторичное цветение осенью.

Кроме двух видов форзиции, часто встречаются в озеленении городов можжевельники: китайские, твердый, Саржента, реже — даурский; биоты, мирты, рододендроны. В партерных частях скверов обычно высаживают экзоты: древовидные пионы, кустарниковые магнолии, сумах и альбицию.

В КНДР повсеместно в качестве газонного покрытия применяется дикорастущий злак *Zoysia japonica*, широко распространенный по всей стране. В Японии этот злак уже давно используется на газонах. *Z. japonica* известен и у нас в Приморском крае, где он встречается редко, только по берегу моря в Хасанском р-не. Первые опыты интродукции этого злака в Ботаническом саду ДВНЦ АН СССР дали положительные результаты. *Z. japonica* имеет большие преимущества по сравнению с уже известными газонными травами. Высота растений вместе с метелкой не превышает 15 см, и, следовательно, в течение всей вегетации такие газоны могут обходиться без скашивания, а декоративность их при этом не теряется. По газонам из *Z. japonica* разрешается ходить без ограничения и выглядят они при этом без дополнительного ухода вполне красиво, так как довольно жесткие листья *Z. japonica* успешно противостоят вытаптыванию. Применяется *Z. japonica* и для укрепления склонов и откосов. Для этих целей растения высаживают в шахматном порядке на расстоянии 30—40 см друг от друга. Благодаря способности усиленно размножаться вегетативно длинным ползучим корневищем с многочисленными междоузлиями растения уже на второй год затягивают сплошным ковром свободные пространства. *Z. japonica* вытесняет из сообществ другие виды растений, и посадки всегда свободны от сорняков. Мощная корневая система закрепляет склоны и предотвращает эрозию.

Интересен по своему композиционному плану парк Пунхари. Это огромный парк ландшафтного стиля, расположенный недалеко от Пхеньяна. По принципу устройства он аналогичен всем паркам КНДР. В его основе лежит использование естественно изрезанного рельефа с мелколесьем из дуба зубчатого. Большие открытые площади заняты газонами, на которых куртинами посажены декоративные кустарники и небольшие деревца. Впервые здесь мы увидели живые изгороди из стриженой *Biota orientalis*, они напоминают живые изгороди из ильма мелколистного. В парке много крупных валунов, оставленных ледником, которые композиционно оформляются растениями. Часто валуны используются для устройства лестниц так искусно, что трудно отличить работу человеческих рук от творения природы.

Тихим уютом веет от зеленого города-курорта Вонсан. Выход города-порта на прибрежную полосу моря, его вытянутость вдоль берега, красивое окаймление зелеными горами, мягкий морской климат, прозрачное чистое море и светлый песок, скромное озеленение, — все это придает неповторимость городу.

Перед озеленителями и архитекторами города стояли две задачи: создать зеленый наряд внутри города и украсить его со стороны моря. С этими задачами они успешно справились. С большим мастерством и искусством осуществлен проект застройки и озеленения Вонсана. Со стороны моря город озеленен низкорослыми кустарниками и небольшими красивоцветущими деревьями на фоне газона. Мягкий климат позволяет успешно применять в озеленении виды родов *Hibiscus*, *Metasequoia*, *Magnolia*, *Rhus* и другие без дополнительного их укрытия на зиму. Среди газонов выделяются пятна из однолетних цветочных культур. Набор однолетников — примерно такой же, как и в Пхеньяне.

Элементы озеленения набережной Вонсана контрастно оттеняют высотные здания с богатой керамической облицовкой и не закрывают прекрасного вида со стороны моря. Внутри города в озеленении преобладают скверы с газонами, на которых разбиты клумбы цветов и группами высажены декоративные кустарники и деревья. Имеются в городе и рядовые посадки из катальпы, ив, метосеквойи, ложной акации и тополей. Пляжная зона курортной части города незаметно для глаз переходит в сосновый бор на берегу моря. В посадках преобладает сосна густоцветковая. За сосновым бором располагается парк восточного типа, который постепенно смыкается с естественной растительностью в горах.

Парковый комплекс Вонсана носит название Сандавон. Его площадь 700 га. Сюда входят несколько интересных связанных между собой композиций: каменистые горки, участок с новыми интродуцентами, скальная экспозиция, ботанический сад, зоосад и сад восточного типа с большими искусственными водоемами, беседками и подвесными мостиками. Для массового посещения предназначена территория в 12 га. Сад восточного типа занимает сейчас площадь 50 га, но уже проектируется его дальнейшее расширение. Особенностью парка является умелое сочетание камня, воды, деревьев, цветов с многочисленными архитектурно оформленными ажурными мостиками, лестницами, переходами с оригинально выполненным озеленением. Так, посреди водоема с красными рыбками стоит беседка, к ней ведет каскад подвесных и висячих мостиков. В углублениях из бетона и камня высажены деревья, кустарники и лианы, которые создают уютные лабиринты.

Территория Ботанического сада в Вонсане значительно меньше территории Центрального ботанического сада Пхеньяна. Миниатюрный сад славится богатой коллекцией видов, форм и разновидностей многих представителей хвойных. В саду успешно культивируется целый ряд южных видов: сизая форма *Pinus pentaphylla*, 15 форм и несколько разновидностей *Juniperus chinensis*, *Chamaecyparis pisifera*, *Sciadopitys verticillata*, золотистая форма *Taxus cuspidata* и несколько форм *T. caespitosa*, несколько форм *Chamaecyparis obtusa*, в том числе и роскошная var. *pendula*, *Tsuga sieboldii*, *Pinus thunbergii*, *P. banksiana*, *P. bungeana*, *P. pungens* и т. д. Коллекция хвойных находится в отличном состоянии, представлена от 5 до 50 повторностями, почти все растения вступили в стадию плодоношения.

Парк Ваудо в портовом городе Нампо на западном побережье сравнительно старый, небольшой и расположен на естественной возвышенности. Густая сеть тропинок, дорожек и кольцевой дороги серпантином пересекает парк. Естественная растительность дубовой рощи сочетается с посадками розы морщинистой, альбиции, которая достигает в нем 7—8 м высоты, конского каштана, метасеквойи, кленов, розанов, рододендронов, форзиции.

Неотъемлемый элемент корейских парков — искусственный водоем с беседкой в национальном стиле — в парке Ваудо заменен бассейном с плавательными дорожками и лодочной станцией.

Внутреннее озеленение г. Хеджу, расположенного на западном побережье, не отличается от других корейских городов. В городе много памятников, связанных с партизанским и освободительным движениями. Возле каждого памятника разбит сквер. В Хеджу сохранились посадки деревьев, возраст которых более 40 лет. Имеются и вновь созданные на пустырях парки с посадками в возрасте от 5 до 10 лет. Характерной чертой озеленения Хеджу является обилие павловнии и метасеквойи. В окрестностях Хеджу закладывается огромный парк «Суньятсен» с примыкающим к нему водохранилищем, на котором предполагается строительство лодочной станции. В состав этого парка входят представители родов *Pinus*, *Quercus*, *Acer*, *Tilia*, *Rhododendron*, *Forsythia*, *Parthenocisus*, *Alnus*, *Castanea*, *Smilax*, *Benzoin*, *Fagara*. Виды рода *Fagara* широко изучаются в целях их использования как масличной культуры.

Встречаются в парке виды родов *Rosa* sp., *Lespedeza*, *Spiraea* и ряд травянистых растений.

В стране почти не осталось мест с естественной растительностью, не нарушенной человеком. Заповедное дело для корейских коллег новое и стало возможным только в мирное время. Гордостью корейских ботаников являются два заповедника: Пектусан — колыбель революционного движения, и Огасан.

В заповеднике Огасан сохранились деревья-долгожители: *Taxus cuspidata* в возрасте 400 лет (высота 16 м и ствол диаметром 1 м); *Pinus koreana* в таком же возрасте (высота 18, в диаметре 1.2 м); *Tilia amurensis* в возрасте 700 лет (высота 25, диаметр ствола 1.5 м); *Fraxinus mandshuricus* в возрасте 400 лет (высота 34 м, диаметр стола 96 см).

Заповедник Пектусан — высокогорный, примыкает к кратеру остывшего вулкана, на месте которого образовалось горное озеро. В заповеднике хорошо сохранилась девственная растительность; здесь же работает музей пищевых и лекарственных растений.

Корейский народ бережно сохраняет свою природу и передает эту заботу из поколения в поколение. Памятники природы в КНДР охраняются и содержатся в отличном состоянии.

Ботанический сад ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 27 III 1980.

УДК 582.34 : 581.143

Я. Д. Федык, К. О. Улычна, О. Т. Демкив

О ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ МХА *TETRAPHIS PELLUCIDA* (*TETRAPHIDACEAE*)

JA. D. FEDYK, K. O. ULYCHNA, O. T. DEMKIV.
ON THE LIFE CYCLE OF *TETRAPHIS PELLUCIDA (TETRAPHIDACEAE)*

Жизненный цикл *Tetraphis pellucida*, подобно всем мхам, включает чередование доминирующего в онтогенезе гаплоидного гаметофита и зависимого от него диплоидного спорофита. Наряду с полным жизненным циклом у *Tetraphis* существует укороченный цикл, ограниченный гаплофазой. Он сводится к вегетативному размножению выводковыми тельцами, образующимися на листостебельных побегах. В лабораторной культуре выводковые тельца образуются также в основании протонемных листовидных пластинок и непосредственно на протонеме. Способность к переключению на различные пути развития у *Tetraphis*, по-видимому, следует рассматривать как одно из приспособлений к конкретным условиям существования, которое выработалось в процессе становления этого древнего вида.

Особенности строения, распространения и экологии мха *Tetraphis pellucida* Hedw. (*Tetraphidaceae*, *Musci*) освещены разными авторами (Limpricht, 1890, 1895; Roth, 1904; Абрамова и др., 1954; Лазаренко, 1955; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970, и др.). Особое внимание многих исследователей привлекло изучение вегетативного размножения этого вида. Его результаты обобщены в фундаментальном издании K. Goebel (1930). *Tetraphis* использовали также в экспериментальных исследованиях для выяснения причинно-следственных связей морфогенеза на ранних стадиях развития гаметофита мхов (Narayanoswami, 1956; Schneider, Sharp, 1962; Larpent-Gourgaud et al., 1972, 1974; Федык, 1977; Федик, 1979). Указанные работы, а также проведенные нами исследования дали возможность подойти к обобщению некоторых закономерностей индивидуального развития этого своеобразного вида.

Основой модели жизненного цикла для всех видов листостебельных мхов служит схема, построенная еще в начале века P. Jansen (1909) на примере *Funaria hygrometrica*. Современное представление о жизненном цикле мхов отмечает смену половой и бесполой фаз развития, сопровождаемых изменением плоидности: за гаплоидным гаметофитом следует диплоидный спорофит, за половым размножением — бесполое при помощи спор. Развитие гаметофита, главенствующего поколения в жизненном цикле мхов, начинается с прорастания споры в разветвленную нитчатую протонему и завершается формированием гаметофоров — листостебельных побегов, несущих гаметангии (архегонии и антеридии). Спорофит возникает после оплодотворения яйцеклетки, заключенной в брюшке архегония, сидящего на листостебельном побеге гаметофита. Во время роста спорофит обеспечивается питательными веществами гаметофита, на котором он развивается. Мейоз и образование спор внутри коробочки спорофита завершает цикл развития этих растений. В жизненном цикле мхов есть два важных момента — это смена ядерных фаз: удвоение числа хромосом при оплодотворении и их редукция при спорогенезе (Лазаренко, 1961).

Полный жизненный цикл *Tetraphis pellucida* лишь в общих чертах совпадает с этой схемой. Отличие заключается в морфологических усложнениях, начинающихся еще на ювенильной стадии: спустя 3—4 недели после прорастания спор на протонематической дерновинке обычно формируются дополнительные ассимиляционные органы — листовидные пластинки (рис. 1, *А* — см.вклейку), а иногда и древовидные структуры (рис. 1, *Б*). Почки гаметофоров закладываются в основании листовидных пластинок (рис. 1, *В*). При развитии листостебельных побегов часть из них образует не гаметангии, а выводковые тельца, на их верхушке возникает чашевидное образование, внутри которого формируются линзовидные

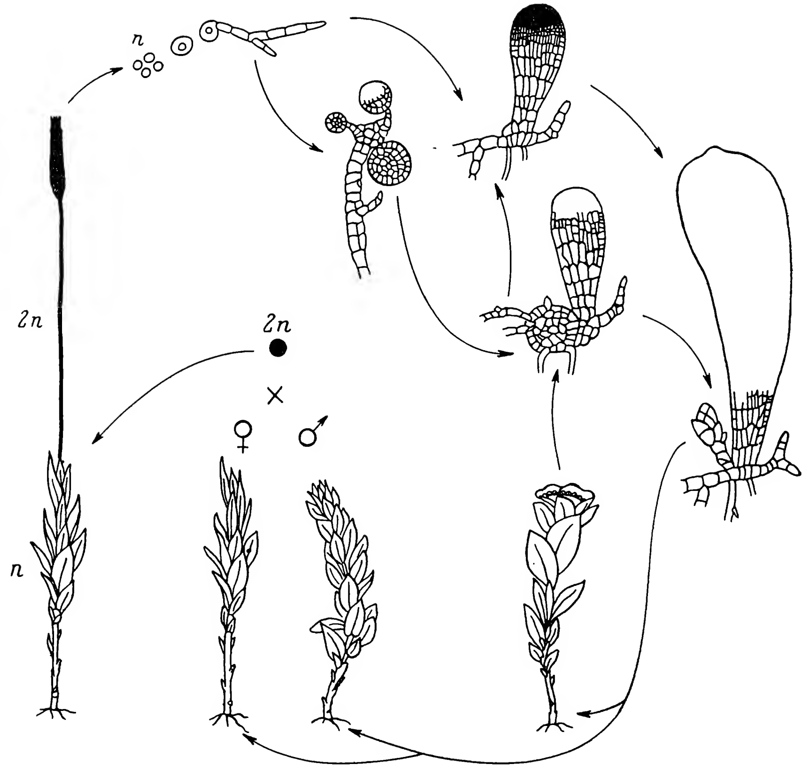


Рис. 2. Схема жизненного цикла *Tetraphis pellucida.*

выводковые тельца (рис. 1, *Г*); каждое тельце сидит на нитевидной ножке (рис. 1, *Д*). Оно легко отделяется, опадает и прорастает в протонему или прямо в листовидную пластинку (рис. 1, *Е*), возвращаясь к исходным позициям онтогенеза. Так завершается сокращенный цикл развития, не включающий генеративного размножения, который можно назвать вегетативным. В лабораторных условиях нами получены культуры, у которых выводковые тельца закладываются в основании листовидных пластинок (рис. 1, *Ж*) или же просто на протонеме (рис. 1, *З*). При этом цикл замыкается, не выходя из ювенильной стадии развития мха, тогда как цикл с образованием выводковых телец на сформированном листостебельном побеге охватывает весь морфогенез вплоть до образования гаметангиев. Такой сокращенный цикл может быть квалифицирован как ювенильный вегетативный.

Полный жизненный цикл *Tetraphis* может быть представлен схемой (рис. 2), которая показывает, что наряду с таким циклом развития, общим для всех видов лиственных мхов, у *Tetraphis* имеют место укороченные циклы, связанные с вегетативным размножением при помощи выводковых телец. Они проходят в гаплофазе и не включают чередование поколений, но усложняют и удлиняют общий жизненный цикл этого вида, вызывая как бы многократную реверсию в онтогенезе. Мы полагаем, что биологический смысл укороченных жизненных циклов заключается в возможности быстрого заселения пригодной для вида территории и тем самым в увеличении конкурентоспособности популяции. Однако этот способ ведет лишь к воспроизводству потомства материнского типа.

Вегетативное размножение с помощью выводковых телец широко распространено у лиственных мхов, хотя способы и место их генезиса разнообразны (Correns, 1899). У *T. pellucida* выводковые тельца, по мнению K. Goebel (1930), гомологичны слизевым волоскам, которые имеются у многих видов мхов, вовсе не образующих выводковых телец, как, например, *Funaria hygrometrica*. Цитофотометрические определения содержания ДНК в клетках слизевых волосков у *Funaria* показали (Демків, Федик, 1972), что в апикальных клетках содержание ДНК в 3.6 раза выше, чем в клетках листьев гаметофоров. Редупликация ДНК в клетках слизевых волосков, по-видимому, может свидетельствовать о том, что когда-то она была связана с делением клеток и образованием выводковых телец, а теперь вследствие изменившихся условий существования сохранилась только как след былой дифференциации.

Ценотически *Tetraphis pellucida* связан с темнохвойными лесами, где он заселяет отмершую древесину. Реже он растет на песчаной почве в буковых лесах или на затененных безызвестковых песчаниках, занимая в основном временные экотопы со слабой интенсивностью освещения.

А. С. Лазаренко (1948) считал *T. pellucida* древним бореальным видом примерно мелового возраста, способным, однако, к интенсивному расселению и значительной изменчивости. Широкое голарктическое распространение этого вида, а также обильное спороношение подтверждают высокие жизненные возможности вида и в настоящее время. Этому способствует значительная лабильность гаметофита, дающая возможность гибкого приспособления к изменяющейся среде и выживанию мха в экстремальных условиях существования, более полного использования занимаемых экотопов. Способность к переключению на различные пути развития у *T. pellucida*, по-видимому, следует рассматривать как одну из полезных адаптаций, закрепленную в процессе становления этого древнего вида.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Ладыженская К. И., Савич-Любицкая Л. И. (1954). Флора споровых растений СССР. III. Листостебельные мхи (2). М.; Л., Изд. АН СССР. — Демків О. Т., Федик Я. Д. (1972). Вміст ДНК в ядрах деяких диференційованих клітин *Funaria hygrometrica* Hedw. Тези доповідей V з'їзду Українського ботанічного товариства. Ужгород. — Лазаренко А. С. (1948). *Tetraphis trachypoda* Kindb. в Европі в зв'язку з походженням бореальної флори. Наукові записки КДУ, 7, 6. — Лазаренко А. С. (1955). Определитель лиственных мхов Украины. Киев, Изд. АН УССР. — Лазаренко А. С. (1961). Вопросы генезиса чередования поколений у моховидных. Ж. общей биол., 22, 5. — Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. (1970). Определитель листостебельных мхов СССР. Л., Наука. — Федик Я. Д. (1979). Листовидні пластинки протонеми *Tetraphis pellucida* Hedw. Укр. бот. ж., 36, 6. — Федык Я. Д. (1977). Исследование регенерации пластинчатых структур *Tetraphis pellucida* Hedw. как функции внешних факторов. В кн.: Актуальные вопросы современной ботаники. Киев, Наукова думка. — Correns C. (1899). Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena. — Goebel K. (1930). Organographie der Pflanzen. Jena. — Jansen P. (1909). *Funaria hygrometrica*, Ein Moosleben in Wort und Bild. Naturforsch. Ges. in Danzig. N. F., 12, 3. — Larpent-Gourgaud M., Larpent J.-P., Jacques R. (1972). Rôle du phytochrome dans la germination et la croissance du protonema de *Tetraphis pellucida* (L.) Rabenh. C. r. Acad. Sci., 10(3). — Larpent-Gourgaud M., Larpent J.-P., Jacques R. (1974). Action antagoniste des radiations ronges et «bleues» (bleues et viollettes) sur la germination des propagules de l'*Aulacomnium palustre* (L.) Schw. et du *Tetraphis pellucida* (L.) Rabenh. C. r. Acad. Sci., D 279. — Limpricht G. (1890). Die Laubmoose, S. 63. Leipzig. — Limpricht G. (1895). Die Laubmoose, S. 125. Leipzig. — Narayanoswami S. (1956). The morphogenetic effects of some hormones and other chemicals on gemmae of *Tetraphis pellucida* Rabenh. Phytomorphology, 6 (3/4).— Roth G. (1904). Die Europäischen Laubmoose. Leipzig. — Schneider M. J., Sharp A. J. (1962). Observation on the reproduction and development of the gametophyte of *Tetraphis pellucida* in culture. Bryologist, 65, 2.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Львовское отделение.

Получено 19 I 1980.

УДК 582.394.742 (47)

Г. Пенькось-Миркова

DRYOPTERIS AFFINIS (*ASPIDIACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ВО ФЛОРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

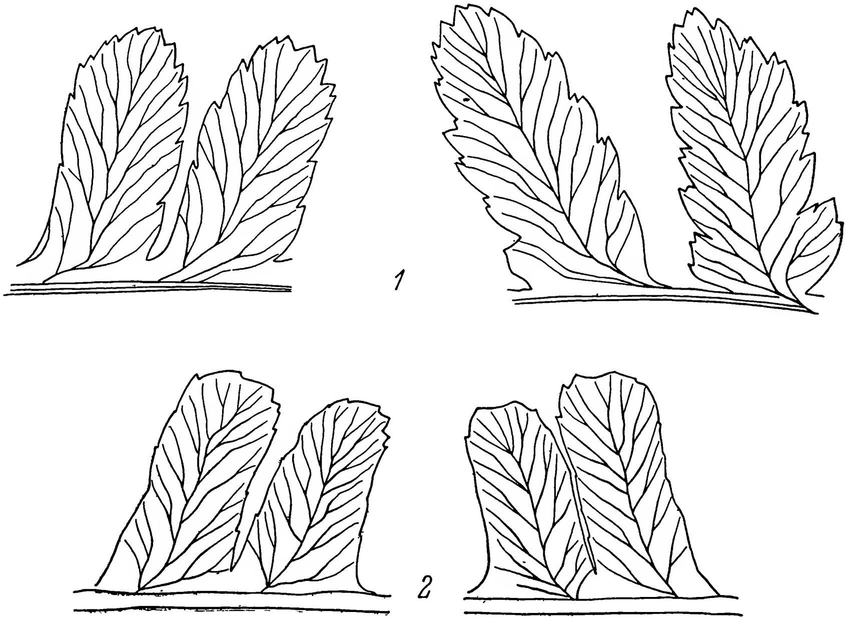
H. PIĘKOŚ-MIRKOWA. *DRYOPTERIS AFFINIS* (*ASPIDIACEAE*) — A NEW SPECIES IN THE FLORA OF EUROPAEAN PART OF THE USSR

На основании гербарных материалов сообщается о трех местонахождениях *Dryopteris affinis* — вида, до сих пор не известного из европейской части СССР. В таблице указаны важнейшие признаки, отличающие *D. affinis* от *D. filix-mas*.

Dryopteris affinis (Lowe) Fraser-Jenkins — таксон, известный флористам уже более ста лет. Однако в старой литературе его считали разновидностью *D. filix-mas* (L.) Schott. Трактовка в столь низком ранге способствовала тому, что на этот таксон не обращали достаточного внимания или его вообще не отличали от *D. filix-mas*, поэтому распространение *D. affinis* вплоть до настоящего времени недостаточно изучено. Согласно «Atlas Florae Europaeae» (Jalas, Suominen, 1972), этот вид распространен в Норвегии, Великобритании, Франции, Бельгии, Федеративной Республике Германии, Германской Демократической Республике, Швейцарии, Австрии, Чехословакии, Венгрии, Румынии, Югославии, Италии и Испании, а в последнее время также обнаружен нами (Piękoś-Mirkowa, 1981) в Польше.

В СССР этот вид был известен только с Кавказа (Фомин, 1913, 1934; Гроссгейм, 1949; Микеладзе, 1967; Аскеров, Бобров, 1972) под следующими названиями: *D. paleacea* (Moore) Fomin, *D. mediterranea* Fomin, *D. pseudomas* (Wollaston) Holub et Pouzar, и *D. borreri* Newm. Для других районов страны, в том числе и для европейской части СССР, *D. affinis* до сих пор не указывался. Во «Флоре европейской части СССР» (Бобров, 1974) упоминается только *D. filix-mas* как обычный вид во всех районах, охваченных «Флорой», за исключением Арктики.

При просмотре гербарных материалов по роду *Dryopteris* Adans. в Гербарии Главного ботанического сада АН СССР в Москве (МНА) мною были обнаружены два экземпляра *D. affinis*, собранные А. К. Сквор-



Сегменты 2-го порядка у *Dryopteris filix-max* (*1*) и *D. affinis* (*2*).

цовым на Украине. Эти экземпляры происходили из следующих местонахождений: 1) Закарпатская обл., Велико-Березнянский р-н, близ Люта, пояс елово-букового леса, на высоте 800—900 м над ур. м., 11 VII 1968; 2) Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, у села Буркут, в ельнике с ольхой, близ реки, 19 VII 1970.

Кроме того, в Гербарии Хельсинкского университета был обнаружен еще один экземпляр *D. affinis* из европейской части СССР, который происходил из окрестностей Калининграда и был определен Я. Сарвелой.

По-видимому, *D. affinis* очень редок в Восточной Европе. Чтобы обратить внимание флористов на этот вид, ниже даны важнейшие признаки, отличающие *D. affinis* от *D. filix-mas*, которые помогут выявить распространение первого в этой части Европы.

	Dryopteris filix-mas	*Dryopteris affinis*
Листья	Не зимующие	Зимующие
Листовая пластинка	Мягкая, сверху светло-зеленая, снизу зеленая	Кожистая, сверху темно-зеленая, снизу серо-зеленая
Сегменты 2-го порядка (см. рисунок)	С зубчато-надрезными краями, на верхушке закругленные, внизу суженные	Цельнокрайные, на верхушке срезанные, внизу параллельные
Основание сегментов 1-го порядка (у живых растений)	Зеленое	Черное
Главный стержень	Густо покрыт пленками	Очень густо покрыт пленками
Пленки	Светло-бронзовые или бронзовые, овально-ланцетные	Бронзовые или красно-бронзовые, узколанцетные или ланцетные
Покрывальце	Пленчатое	Кожистое
Способ размножения	Половой	Апогамия
Хромосомные числа	2n=164	2n=82, 123

ЛИТЕРАТУРА

Аскеров А. М., Бобров А. Е. (1972). Папоротники Талыша. Бот. ж., 57, 11. — Бобров А. Е. (1974). Папоротникообразные. В кн.: Флора европейской части СССР, 1. Л., Наука. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. М., Советская наука. — Микеладзе И. А. (1967). Кавказские представители рода *Dryopteris* Adans. s. l. Тр. Тбил. бот. инст., 25, сер. «Флора и систематика», 1. — Фомин А. В. (1913). *Pteridophyta* флоры Кавказа. Юрьев. — Фомин А. В. (1934). Папоротниковые. В кн.: Флора СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Jalas J., Suominen J. (1972). Atlas Florae Europaeae, 1. — Piękoś-Mirkowa H. (1981). *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins — nowy gatunek we florze Polski. Fragm. Flor. Geobot., 26.

Институт охраны природы
Польской Академии наук,
Краков.

Получено 22 I 1980.

УДК 582.26 : 591.471.1

И. В. Макарова, Г. И. Семина, В. В. Зернова

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИИ ДВУХ ВИДОВ *THALASSIOSIRA* CL. (*BACILLARIOPHYTA*)

I. V. MAKAROVA, G. I. SEMINA, V. V. ZERNOVA.
SOME NEW DATA ON THE MORPHOLOGY AND DISTRIBUTION
OF TWO SPECIES OF *THALASSIOSIRA* CL. (*BACILLARIOPHYTA*)

Приводятся новые данные о местонахождении и структуре створок двух видов рода *Thalassiosira*, изученных в сканирующем электронном микроскопе.

Два вида рода *Thalassiosira* Cl. — *T. ignota* Makar. и *T. latimarginata* Makar., описанные из Баренцева моря, бухты Дальние Зеленцы, были обнаружены нами в северо-западных водах Тихого океана (к югу от о. Шикотан) и в почти центральной части Берингова моря. Эти виды, отнесенные к секции *Tangentales* Makar., были описаны ранее (Макарова, 1975) по данным светового микроскопа. Уже тогда было установлено, что некоторые элементы структуры указывают на их морфологическое сходство. Но в то же время имеются специфические особенности, проявляющиеся в расположении и числе отдельных структур, указывающие на самостоятельность этих видов.

Наличие всех признаков отчетливо обнаружилось при изучении этих видов в сканирующем электронном микроскопе JEOL марки JSM-U3, что позволило не только выявить детали структуры панциря, не видимые в световом микроскопе, но и сделать существенные изменения и дополнения к диагнозу названных видов, особенно в отношении строения подпертых выростов. Ниже приводятся обобщенные и дополненные диагнозы изученных видов.[1]

Thalassiosira ignota Makar.

(рис. 1, *1—4* — см. вклейку)

Макарова, 1975 : 150, 151, рис. 5—8.

Описание сделано по образцам, собранным в северо-западной части Тихого океана: 43° с. ш., 147°10′ в. д.; Берингово море: 58°22′ с. ш., 177°16′ в. д.; в Баренцевом море, бухта Дальние Зеленцы.

Клетки в виде невысокого цилиндра, с закругленными углами, 16.5—20 мкм выс., образуют цепочки из 4—11 клеток, соединенных толстым тяжем. Панцирь с двумя вставочными ободками. Створки плоские, 19.8—39 мкм, структура из ареол, расположенных в тангенциальных рядах, 6—9 ареол в 10 мкм в центре створки, 8—10 — близ края. В центре створки 5—12 подпертых выростов, образующих две прямые или изогнутые линии, занимающие место 1—2 центральных ареол (рис. 1, *1*), реже расположенные беспорядочно (рис. 1, *2*). Подпертые выросты имеют три поддерживающие опоры с внутренней поверхности створки, снаружи они заканчиваются отверстием. По краю створки кольцо из равномерно расположенных подпертых выростов, 3 в 10 мкм, имеющих значительную длину трубочек, до 1.3 мкм с внутренней поверхности створок, а снаружи на поверхности створки заканчиваются отверстием, не выступая над поверхностью створки. Двугубый вырост с короткой внутренней трубкой расположен в одном кольце с подпертыми выростами (рис. 1, *3*) или слегка отступя внутрь от кольца, занимая место одного подпертого выроста (рис. 1, *4*).

---

[1] Электронные микрофотографии выполнены при участии В. А. Карлова, за что выражаем ему свою признательность.

С наружной поверхности створки он имеет только отверстие. Загиб створки невысокий, из мелких ареол, 11—14 в 10 мкм.

Местонахождение. Баренцево море (Дальние Зеленцы), Берингово море, северо-западная часть Тихого океана.

Thalassiosira latimarginata Makar.

(рис. 2, *1—4* — см. **вклейку**)

Макарова, 1975 : 150, рис. 3, 4.

Описание сделано по образцам, собранным в северо-западной части Тихого океана: 43° с. ш., 147°10′ в. д.; в Беринговом море: 58°22′ с. ш., 177°16′ в. д.; в Баренцевом море, бухта Дальние Зеленцы.

Клетки в виде барабана. Панцирь с двумя вставочными ободками. Створки почти плоские, 21.6—53 мкм в диам., структура из ареол, расположенных в тангенциальных, вогнутых к центру рядах, с тенденцией к радиальным, 6—7 ареол в 10 мкм в центре створки, 8—10 — близ края. В центре створки 3—5 подпертых выростов, образующих одну более или менее прямую или изогнутую линию, расположенную между центральными ареолами, иногда за счет уменьшения одной из центральных ареол (рис. 2, *1*, *2*). Подпертые выросты имеют три поддерживающие опоры с внутренней поверхности створки, а с наружной поверхности створки заканчиваются отверстием. По краю створки кольцо из равномерно расположенных подпертых выростов, 2.5—3 в 10 мкм, имеющих значительную длину трубочек, до 1.5 мкм, с внутренней поверхности створок, а с наружной представленных только отверстием. Двугубый вырост с довольно короткой внутренней трубкой, заканчивающейся отверстием на наружной поверхности створки, занимает неодинаковое положение, располагаясь внутрь на 2—3 ареолы от краевого кольца выростов, обычно над более широким промежутком между двумя подпертыми выростами (рис. 2, *3*), иногда почти напротив одного подпертого выроста (рис. 2, *4*). Загиб створки довольно высокий, 1.8—2 мкм, со структурой из мелких, слегка удлиненных ареол, 9—14 в 10 мкм, расположенных волнистыми рядами.

Местонахождение. Баренцево море (Дальние Зеленцы), Берингово море, северо-западная часть Тихого океана.

Несмотря на то что вышеприведенные виды обнаруживают сходство, между ними проявляются отчетливые различия в характере расположения ареол, числе и способе расположения центральных подпертых выростов, местоположении двугубого выроста.

Кроме того, эти виды имеют морфологическое сходство, выражающееся в строении и размерах подпертых выростов, а также в их количестве и расположении в центре створки, с двумя видами: *T. confusa* Makar., описанной из Баренцева моря (Макарова, 1975) и найденной в северо-западной части Тихого океана (Fryxell, Hasle, 1979a), и *T. strelnikovae* Makar., типовое местонахождение которого — северная часть Тихого океана (Макарова, 1976). Различия между ними проявляются в характере расположения ареол и местоположении двугубого выроста (см. таблицу).

Вид, приведенный Hasle (1972, fig. 22a, b) как *Thalassiosira* sp., по всей вероятности, принадлежит к *T. latimarginata*.

Дополнение.[2] Когда статья была сдана в печать, мне стала известна новая работа G. Fryxell и G. Hasle (1979b), в которой описан новый вид *Thalassiosira trifulta* G. Fryxell. Морфологическое сравнение этого вида с ранее описанным мною видом *T. latimarginata* Makar. (Макарова, 1975) и данными о нем, приводимыми в настоящей статье, свидетельствуют о тождестве этих двух видов. На большое сходство между ними указывает также и Fryxell (Fryxell, Hasle, 1979b : 18, 19), отмечая

---

[2] Дополнение сделано И. В. Макаровой.

Сравнительные данные структурных элементов створок четырех видов рода *Thalassiosira*

Вид	Диаметр створки, мкм	Число						Положение двугубого выроста	Расположение ареол	Литературный источник
		ареол в 10 мкм			подпертых выростов					
		на середине створки	у края створки	на загибе	в центре створки	у края створки в 10 мкм	тонкая структура выростов			
T. ignota Makar.	19.8—39	8—9	9—10	11—12	7—8 (2 линии)	3	—	В одном кольце с подпертыми выростами	Тангенциальное	Макарова (1975)
	25—31	6—7	8—10	12—14	5—12 (2 линии или беспорядочно)	3	С тремя опорами		То же	Настоящая работа
T. latimarginata Makar.	21.6—23.4	6—7	8	9—10	3—5 (1 линия)	2.5—3	—	—	»	Макарова (1975)
	35—53	6	8—10	12—14	3—4	3	С тремя опорами	Отступя внутрь от краевого кольца	»	Настоящая работа
T. strelnikovae Makar.	16—18	12—13	12—13	24	7—9 (2 линии)	4	—	—	»	Макарова (1976)
T. confusa Makar.	21.8—27.5	10—11	—	12—14	5—6 (1—2 линии)	3	—	В одном кольце с подпертыми выростами	В пучках	Макарова (1975)
	20—36	9—10	10—11	13—14	6—8 (1—2 линии)	4—5	С тремя опорами	То же	»	Fryxell, Hasle (1979a)
	21.6—45	8—11	9—12	5—7	5—7 (1—2 линии)	3	—	»	»	Макарова (1981)

при этом различие только в характере краевых подпертых выростов, которые при первоописании даны мною как крупные и отчетливые. Электронномикроскопическое исследование показало, что эти выросты незаметны с наружной поверхности створки и хорошо выражены с внутренней ее поверхности, что отображено в настоящей статье (рис. 2) и ранее на световой микрофотографии (Макарова, 1975, фиг. 4), а также в вышеназванной работе (Fryxell, Hasle, 1979b).

На основании вышеизложенного считаю, что *T. trifulta* является синонимом *T. latimarginata*, а приведенные Fryxell сведения о структурных элементах поясковой зоны существенно дополняют наш диагноз.

ЛИТЕРАТУРА

Макарова И. В. (1975). Новые виды рода *Thalassiosira* Cl. из Баренцова моря. Нов. сист. низш. раст., 12. — Макарова И. В. (1976). Новые данные о морфологии нескольких видов рода *Thalassiosira* Cl. из Тихого океана, изученных с помощью трансимиссионного электронного микроскопа. Бот. ж., 61, 5. — Макарова И. В. (1981). Новые данные о морфологии панциря и местонахождении *Thalassiosira confusa* Makar. (*Bacillariophyta*). Бот. ж., 66, 2. — Fryxell G. A., Hasle G. R. (1979a). The genus *Thalassiosira*: species with internal extensions of the strutted processes. Phycologia, 18 (4). — Fryxell G. A., Hasle G. R. (1979b). The genus *Thalassiosira*: *T. trifulta* sp. nova and other species with tricolumner supports on strutted processes. Beih. Nova Hedw., 64. — Hasle G. R. (1972). Two types of valve processes in centric diatoms. Beih. Nova Hedw., 39.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт океанологии
им. П. П. Ширшова АН СССР,
Москва.

Получено 28 IV 1980.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.662 (68) + (688)

В. П. Бочанцев

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *SALSOLA* L. (*CHENOPODIACEAE*) ИЗ ЮЖНОЙ И ЮГО-ЗАПАДНОЙ АФРИКИ, V[1]

V. P. BOTSCHANTZEV. NEW SPECIES OF THE GENUS *SALSOLA* L. (*CHENOPODIACEAE*) FROM SOUTH AND SOUTH-WEST AFRICA, V

Описываются 8 новых видов рода *Salsola* L. из Юго-Западной Африки.

Salsola cauliflora Botsch. sp. nov. — Frutex ca. 60 cm altus, ramis, foliis floribusque alternis. Rami juveniles ramulis abbreviatis gemmisque tecti, pilis patentibus flexuosis levibus longis dense vestiti. Folia caulina ad 2.2 mm longa et 1.3 mm lata, oblongo-ovata, apice obtuso tereti parte vaginante duplo breviore, pilis semiappressis rectis levibus longis dense obsita, basi gibbosa. Gemmae angulosae, ca. 2 mm in diam. Folia gemmarum squamiformia, 1.5 mm longa et lata, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis semiappressis rectis levibus longis dense obtecta, inferiora basi gibbosa. Flores dimorphi. Alii flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris compactis congesti, ramulo florifero supra flores gemma terminato, sub eis gemmis dense obsito. Folium florale unum, aquamiforme, 1.2 mm longum, 1.3 mm latum, bracteolis aequilongum, late ovatum, pilis semiappressis rectis levibus longis dense tectum, basi gibbosum. Bracteolae squamiformes, 1.2 mm longae, 1.3 mm latae, perianthio breviores, late ovatae, pilis semiappressis longae, 1.3 mm latae, perianthio breviores, late ovatae, pilissemiappresis rectis levibus longis dense obtectae, basi gibbosae. Perianthii phylla 5, 1.5 mm longa, 2 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas coriaceas horizontales breves praebentia, supra alas conoideo-conniventia, tota pilis semiappressis rectis levibus longis dense obsita. Alii flores solitarii, sessiles, in ramis vetustis enati. Folia floralia duo, squamiformia, opposita, 2 mm longa, 1.4 mm lata, bracteolis aequilonga, ovalia, pilis semiappressis rectis levibus longis dense vestita, lateribus paleacea, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 2 mm longae, 1.5 mm latae, perianthio breviores, ovales, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praeditae, pilis semiappressis rectis levibus longis dense oblactae, lateribus paleaceae, basi gibbosae. Perianthii phylla 5, 1.7 mm longa, fructificatione exalata, apice conoideo-conniventia, tota pilis semiappressis rectis levibus longis dense tecta. Stamina omnium florum 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis; discus hypogynus patellaris, lobis semiorbicularibus vix evolutis. Stigmata subulata, levia, stylo duplo longiora. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Farm Noronaub (Kransfontein): GIB 71. In Fläche unterhalb Kalkabbruch, 7 I 1965, n° 8327, fr., W. Giess (M).

A speciebus omnibus subsectionis *Caroxylon* sectionis *Caroxylon* (Salberg) Fenzl generis *Salsola* L. floribus dimorphis: aliis in inflorescentiis spiciformibus paucifloris abbreviatis sitis, fructificatione alatis; aliis solitariis, sessilibus, in ramis vetustis dispositis, exalatis differt.

---

[1] См.: I — Бот. ж., 1973, 58, 6 : 815; II — Бот. ж., 1974, 59, 1 : 38; III — Бот. ж., 1974, 59, 4 : 536; IV — Бот. ж., 1978, 63, 6 : 832.

Distributio. Africa Austro-Occidentalis.

Salsola denudata Botsch. sp. nov. — Frutex ca. 60 cm altus, ramis, foliis floribusque alternis, ramis ramulis abbreviatis gemmisque remotis tectis. Rami juveniles glabri. Gemmae angulosae, 1.8—2.2 mm in diam. Folia gemmarum squamiformia, 1.5—1.7 mm longa, 1.2 mm lata, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, juvenilia pilis appressis rectis levibus brevibus crassiusculis sparse obsita, dein glabra, lateribus paleacea, inferiora basi gibbosa. Flores in inflorescentiis spiciformibus compactis in paniculas congestis dispositi, ramulo florifero supra flores gemma terminato, sub floribus autem gemmis remotis vel floribus omnino usque ad basin tecto. Folia floralia squamiformia, 1.7—2 mm longa, 1.2—1.5 mm lata, inferiora bracteolis aequilonga, superiora eis breviora, ovata vel late ovata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato, glabra, lateribus apiceque paleaceo-marginata, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 1.8—2 mm longae, 1.5 mm latae, perianthio breviores, ovatae, dorso carina longitudinali obtusa praeditae, glabrae, lateribus apiceque paleaceo-marginatae, basi gibbosae. Perianthii phylla 5, 2.5 mm longa, 4.5 mm lata (alis inclusis), infra medium alas paleaceas subdeflexas praebentia, supra alas conoideo-conniventia, omnino glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis; antherae 1.5 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa) et 0.5 mm lata, ad medium partitae; discus hypogynus patellaris, margine incrassatus, lobis semiorbicularibus minutis. Stigmata lanceolata, acuta, papillosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Farm Gross Aub: KEE 44; am Wegrand S. vom Farmator. 2619 CA-Aroab, 24 I 1965, n° 8362, fl. et fr., W. Gress (M).

A *S. africana* (Brenan) Botsch. foliis gemmarum juvenilibus pilis appressis rectis brevibus crassiusculis tectis, foliis floralibus bracteolisque lateribus apiceque paleaceo-marginatis, alis subdeflexis necnon stigmatibus stylo aequilongis papillosis differt.

Distributio. Africa Austro-Occidentalis.

Salsola garubica Botsch. sp. nov. — Frutex ca. 60 cm altus, ramis, foliis floribusque alternis. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis levibus sat longis vestiti et gemmis remotis tecti. Gemmae angulosae, ca. 1.5 mm in diam. Folia gemmarum squamiformia, 0.8 mm longa, 1.1 mm lata, reniformia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis appressis rectis levibus brevibus dense obsita, lateribus paleacea et ciliata, inferiora basi gibbosa. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris compactis congesti, ramulo florifero supra flores continuato, inferne gemmis dense obsito, ad apicem foliis imbricatis, sub floribus gemmis dense congestis tecto. Folia floralia squamiformia, 1 mm longa, 1.3 mm lata, bracteolis aequilonga, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis appressis levibus brevibus dense obsita, lateribus paleacea et ciliata, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 1 mm longae, 1.2 mm latae, perianthio breviores, reniformes, dorso obtuse longitudinaliter carinatae, pilis appressis rectis levibus brevibus dense obsitae, lateribus paleaceae et ciliatae. Perianthii phylla 5, 1.5—1.7 mm longa, 4.5—6 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas horizontales praebentia, supra alas conoideo-conniventia, secus medium pilis appressis rectis levibus brevibus dense obsita, lateribus et apice paleacea, glabra, marginibus ciliata, sub alis marginibus et basi alarum pilis appressis flexuosis levibus sparse obtecta. Stamina 5, filamentis linearibus planis extra discum hypogynum affixis; antherae 0.7—0.9 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa) et 0.3—0.4 mm latae, ad medium partitae; discus hypogynus patellaris, obtuse quinquangularis. Stigmata lanceolata, acuta, papillosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Farm Garub-Urus: LU 6. Rivierboschung im Geröll, 4 IV 1968, n° 10253, fr., W. Giess (M).

A *S. kalaharica* Botsch. ramulis floriferis supra flores continuatis, foliis floralibus bracteolis aequilongis, perianthii phyllis minoribus, sub alis marginibus et basi alarum pilosis necnon stigmatibus papillosis differt.

Distributio. Africa Austro-Occidentalis.

Salsola kleinfonteini Botsch. sp. nov. — Frutex ca 1.2 m altus, ramis, foliis floribusque alternis. Rami ramulos abbreviatos gemmasque remotos gerentes, juveniles pilis patentibus flexuosis levibus haud longis dense obtecti. Gemmae angulosae, 1.8—2 mm in diam. Folia gemmarum squamiformia, 1.6 mm longa, 1.3 mm lata, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis appressis rectis levibus brevibus dense vestita, lateribus paleacea et ciliata, inferiora basi gibbosa. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris compactis congesti, ramulo florifero supra flores gemma terminato, sub floribus autem gemmis dense obsito. Folia floralia squamiformia, 1.4 mm longa et lata, bracteolis breviora, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis appressis rectis levibus brevibus dense obsita, lateribus paleacea et ciliata, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 1.6 mm longae, 1.5 mm latae, perianthio breviores, ovales, pilis appressis rectis levibus brevibus dense vestitae, lateribus apiceque paleaceo-marginatae, marginibus ciliatae. Perianthii phylla 5, 2—2.5 mm longa, 5—7 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas horizontales praebentia, supra alas conoideo-conniventia, pilis appressis rectis levibus brevibus dense vestita, sub alis pilis appressis flexuosis levibus sat longis obtecta. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis; antherae 1.3 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.4 mm latae, ad medium partitae; discus hypogynus patellaris, lobis semiorbicularibus minutis. Stigmata subulata, papillosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Farm Kleinfontein: MAL 81; auf grauer Lehm-Fläche, in kleinen Gruppen in der Senke, 8 I 1965, n° 8312B, fr., W. Giess (M).

A *S. arborea* C. A. Smith ex Aellen statura humiliore, foliis gemmarum et floralibus orbiculari-triangularibus lateribus paleaceis, perianthii phyllis supra alas pilis appressis brevibus obtectis necnon stigmatibus subulatis differt.

Distributio. Africa Austro-Occidentalis.

Salsola marginata Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus, ad 60 cm altus, ramis, foliis floribusque alternis, ramis ramulis abbreviatis gemmisque copiosis obsitis. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis levibus sat longis dense obtecti. Folia caulina ramorum elongatorum squamiformia, 2.3 mm longa, 1.3 mm lata, ovata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis appressis rectis levibus brevibus dense vestita, lateribus paleacea et ciliata, basi gibbulo calcariter subattenuato praedita. Gemmae angulosae, 1.7—2 mm in diam. Folia gemmarum squamiformia, 1.3 mm longa, 1.4 mm lata, reniformia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis appressis rectis levibus brevibus dense obsita, lateribus paleacea et ciliata, inferiora basi gibbosa. Flores in inflorescentiis spiciformibus compactis in paniculas congestis dispositi, ramulo florifero supra flores gemma terminato, sub floribus autem gemmis plus minusve remotis tecto vel floribus usque ad basin vestito. Folia floralia squamiformia, 1.1—1.2 mm longa, 1.5—1.6 mm lata, bracteolis breviora, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis appressis rectis levibus brevibus dense obsita, lateribus apiceque glabra, paleaceo-marginata et ciliata, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 1.6—1.8 mm longae et latae, perianthio breviores, late ovatae, dorso obtuse longitudinaliter carinatae, pilis appressis rectis levibus brevibus dense obsitae, lateribus apiceque glabrae, paleaceo-marginatae et ciliatae. Perianthii phylla 5, 2.5 mm longa, 8.5 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas horizontales praebentia, supra alas conoideo-conniventia et pilis appressis rectis levibus brevibus dense obsita, sub alis autem marginibus tantum pilis appressis rectis levibus brevibus tecta. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis; antherae 1.3—1.5 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.5 mm latae; discus hypogynus patellaris, margine incrassatus, lobis semiorbicularibus minutis. Stigmata lanceolata, acuta, papillosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Farm Gannavlakte: WIN 291; vereinzelt auf offenen kahlen Flächen, jedoch auch in der Kameldorn-Parklandschaft vorkommend, 19 I 1965, n° 8342, fl., W. Giess (M).

A *S. sericata* Botsch. foliis pilis rectis brevibus tectis, foliis floralibus lateribus apiceque paleaceo-marginatis et stigmatibus papillosis differt.

Distributio. Africa Austro-Occidentalis.

Salsola procera Botsch. sp. nov. — Frutex ad 3 m altus, ramis, foliis floribusque alternis, ramis ramulis abbreviatis gemmisque copiosis obsitis. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis levibus sat longis dense obtecti. Gemmae angulosae, 1.8—2.2 mm in diam. Folia gemmarum squamiformia, 1.2 mm longa, 1.6 mm lata, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis appressis rectis levibus brevibus dense tecta, lateribus paleacea et ciliata, inferiora basi gibbosa. Flores in inflorescentiis spiciformibus compactis in paniculas congestis dispositi, ramulo florifero supra flores gemma terminato, sub floribus autem gemmis dense obsito, vel floribus usque ad basin tecto. Folia floralia squamiformia, 1.6 mm longa, 1.8 mm lata, bracteolis breviora, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis appressis rectis levibus brevibus dense tecta, lateribus paleacea et ciliata, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 2—2.1 mm longae, 1.5—1.6 mm latae, perianthio breviores, ovales, dorso obtuse longitudinaliter carinatae, pilis appressis rectis levibus brevibus dense obtectae, lateribus paleaceae et ciliatae. Perianthii phylla 5, 2.5 mm longa, 6—8 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas horizontales praebenia, supra alas conoideo-conniventia, pilis appressis rectis levibus brevibus dense obtecta, sub alis autem marginibus tantum pilis appressis subflexuosis levibus brevibus dense vestita. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis; antherae 1.3 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.6 mm latae, ad medium partitae; discus hypogynus patellaris, lobis semiorbicularibus minutis. Stigmata lanceolata, acuta, papillosa, stylo duplo longiora. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Flaches Rivierbett östlich Passhöhe. Bergpass — 36 km östlich Torra Baai. 2013 BC Unjab Mouth. Bis 3 m hohe Sträucher, 17 IV 1964, n° 8040, fr., W. Giess (M).

A *S. albida* Botsch. statura altiore, ramulis floriferis supra flores gemma terminato, bracteolis ovalibus necnon stigmatibus stylo duple longioribus papillosis differt.

Distributio. Africa Austro-Occidentalis.

Salsola swakopmundi Botsch. sp. nov. — Frutex pulviniformis, ca 25 cm altus, ramis, foliis floribusque alternis, ramis ramulis abbreviatis gemmisque dense tectis. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis levibus nec longis dense tecti. Gemmae angulosae, ca 2.5 mm in diam. Folia gemmarum squamiformia, 1.5 mm longa, 2.2 mm lata, reniformia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis appressis rectis levibus brevibus dense tecta, lateribus paleacea et ciliata, inferiora basi gibbosa. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris compactis dispositi, ramulo florifero supra flores gemma terminato, sub floribus autem gemmis dense obsito. Folia floralia squamiformia, 1.3 mm longa, 2.3 mm lata, bracteolis breviora, reniformia, apice tuberculo carnoso obtuse supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis appressis rectis levibus brevibus dense tecta, lateribus paleacea et ciliata, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 2.2 mm longae, 1.8 mm latae, perianthio breviores, late ovatae, pilis appressis rectis levibus brevibus dense vestitae, lateribus paleaceae et ciliatae. Perianthii phylla 5, 2.5—3 mm longa, 5.5—7 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas horizontales praebentia, supra alas conoideo-conniventia, pilis appressis rectis levibus sat longis crassiusculis dense obtecta, sub alis pilis appressis flexuosis levibus longis tenuibus dense vestita. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis; antherae 1.6 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.6 mm latae, ad medium partitae; discus hypogynus patellaris, lobis semiorbicularibus minutis. Stigmata lanceolata, acuta, papillosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Swakopmündung, 8 II 1964, n° 7719, fr., W. Giess (M).

A *S. robinsonii* Botsch. foliis floralibus et foliis gemmarum reniformibus, perianthio sub alis piloso, alis horizontalibus praedito differt.

Distributio. Africa Austro-Occidentalis.

Salsola unjabica Botsch. sp. nov. — Frutex ca. 1.8 m **altus, ramis,** foliis floribusque alternis, ramis ramulis abbreviatis gemmisque copiosis obsitis. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis levibus brevibus dense tecti. Gemmae angulosae, ad 2 mm in diam. Folia gemmarum squamiformia, 1.5 mm longa et lata, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis appressis rectis levibus brevibus dense tecta, lateribus paleacea, inferiora basi gibbosa. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris compactis congesti, ramulo florifero supra flores gemma terminato, sub floribus autem gemmis remotis tecto. Folia floralia squamiformia, 1.5 mm longa, 1.7 mm lata, bracteolis breviora, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis appressis rectis levibus brevibus dense tecta, lateribus paleacea et ciliata, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 1.8 mm longae et latae, perianthio breviores, ovales, dorso obtuse longitudinaliter carinatae, pilis appressis rectis levibus brevibus dense vestitae, lateribus paleaceae et ciliatae, basi gibbosae. Perianthii phylla 5, 2 mm longa, 6.5—8 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas horizontales praebentia, supra alas conoideo-conniventia, pilis appressis rectis levibus brevibus dense tecta, sub alis glauba. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis; antherae 1.2 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.5 mm latae, ad medium partitae; discus hypogynus patellaris, lobis semiorbicularibus minutis. Stigmata lanceolata, acuta, levia, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Nähe von Wasserstelle im Koichab. 2013 BC Unjab Mouth, 17 IV 1964, n° 8049, fr., W. Giess (M).

A *S. robinsonii* Botsch. gemmis floribusque minoribus, alis horizontalibus et stigmatibus levibus differt.

Distributio. Africa Austro-Occidentalis.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 XII 1980.

УДК 005 : 576.16 (57)

Б. А. Юрцев

СЕМЬ НОВЫХ ТАКСОНОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ И СОСЕДНИХ ТЕРРИТОРИЙ

B. A. YURTSEV. SEVEN NEW TAXA OF FLOWERING PLANTS FROM THE NORTHEASTERN ASIA AND ADJACENT TERRITORIES

Публикуются латинские диагнозы *Festuca brevissima* ssp. *contracta*, *Roegneria villosa* ssp. *laxe-pilosa*, *R. macroura* ssp. *pilosivaginata*, *Kobresia filifolia* ssp. *subfilifolia*, *Claytonia soczaviana*, *C. porsildii* (*C. arctica* auct. fl. Amer. bor.), *Saxifraga arctolitoralis*. Даны фитогеографические и таксономические комментарии.

В ходе подготовки критического списка флоры Чукотской тундры (Юрцев и др., 1979) были выявлены новые таксоны, для части которых ниже публикуются краткие описания на латинском языке, сопровождаемые необходимыми комментариями. В двух случаях уточнение общего ареала распространенных на Чукотке видов привело к обнаружению новых видов за пределами Чукотки. В обработке критических форм из родов *Kobresia* Willd. и *Saxifraga* L. принимали участие Т. В. Егорова и В. В. Петровский, которые являются соавторами двух из семи описываемых таксонов. Данные по хромосомным числам новых таксонов получены и предоставлены в распоряжение автора П. Г. Жуковой, которой я рад выразить искреннюю признательность.

1. **Festuca brevissima Jurtz. ssp. contracta Jurtz. ssp. nov.** — *F. brevissima* var.: Юрцев, Жукова, 1978, Бот. ж., 63, 8 : 1137 и 1141. — A subspecie typica panicula lineari breviramosa, spiculis minoribus plurioribusque 5—9 in paniculam dispositis (non panicula brevior, diffusa, paniculae ramis longioribus sub anthesi necnon fructiferi sursum oblique directis, spiculis 3—4 (5) in paniculam dispositis), foliorum radicalium emortuorum vaginis fuscescentibus angustioribus (nec chartaceis albidis latis) et ceteris distinguitur.

Typus: Pars orientalis paeninsulae Tschuktschorum, ad ripam boreali-orientalem lacus Koolen, ad fontes fl. Koolen-veem, in loco arenoso-glareoso inundato, 14 VII 1970, N 70-117y, Y. P. Kozhevnikov, 2n=14 (LE).

К типическому подвиду *F. brevissima* ssp. *brevissima* мы относим образцы с крайне обедненной (3—4 (5)-колосковой), но при цветении, а часто и при плодоношении короткой рыхлой метелкой и с побегами дерновинки, одетыми бумажно-белесыми широкими влагалищами отмерших листьев. Эта раса, по-видимому, отсутствует на восточном побережье Чукотского п-ова, но, как установлено недавно Е. Б. Алексеевым (личное сообщение) на основе сопоставления гербарных образцов с Чукотки и Аляски (включая типовые), встречается на Аляске в хр. Брукса, откуда была описана как *F. ovina* ssp. *alaskana* Holmen (2n=14).

Описанный выше подвид на северо-востоке Азии распространен шире, чем ssp. *brevissima*, он встречается и на берингийском побережье Чукотского п-ова, во многих районах Южной Чукотки, найден недавно и на п-ове Камчатка. Часто растет на галечниковом аллювии, на сухих щебневато-мелкоземистых голых пятнах в пятнистых горных тундрах. По форме метелки он сходен с *F. brachyphylla* Schult. et Schult. fil. Оба подвида — диплоиды.

2. **Roegneria villosa V. Vassil. ssp. laxe-pilosa Jurtz. ssp. nov.** A ssp. *villosa* foliis caulinis omnibus vel inferioribus tantum longe laxeque pilosis differt. Pagina inferior foliorum plus minusve levis, rarius trachomatibus subpatentibus plus minusve dense tecta.

Typus: Pars australi-orientalis paeninsulae Tschuktschorum, litus borealis freti Senjavinii, 4 km a pago Janrakynnot, in colli calcarea, in prato zoogenico, 1 VIII 1976, fl., S. A. Balandin, A. K. Sytin, B. A. Jurtzev (LE).

Habitat in parte australi-orientali paeninsulae Tschuktschorum.

Опушение листьев у данного таксона очень сходно с таковым *R. borealis* (Trautv.) Nevski s. str., обитающим в том же районе; нельзя исключить гибридогенное происхождение подвида, хотя по строению соцветия и колосков он не отличается от типового подвида *R. villosa*. От североамериканского вида *R. hyperarcticus* Polun., известного и с Чукотки, подвид отличается рыхлым и длинным опушением верхней стороны листовых пластинок (а не густым и коротким по обеим поверхностям). В окрестностях пос. Янракыннот встречается и *R. villosa* ssp. *villosa*, но она здесь намного более редка, чем ssp. *laxe-pilosa*.

3. **Roegneria macroura (Turcz.) Nevski ssp. pilosivaginata Jurtz. ssp. nov.** — A subspecie typica (ssp. *macroura*) caulis foliorum inferiorum vaginis longe laxeque pilosis, pilis deorsum directis adrupte differt. Pagina superior folii saepius scabriuscula, longe trichomata, rarius brevissime pubescens.

Typus: Districtus autonomicus Tschukotskyi, pars septentrionalis planitiei demissae Anadyrensis Inferioris (Nizhne-Anadyrskaja), in valle inundata fl. Tnekveem (affluentiae dextrae fl. Kanczalan) 15 km ab ostio, 7 VIII 1978, fr., N. A. Sekretareva, B. A. Jurtzev (LE).

E loco unico cognita.

Рыхлое и длинное, отклоненное книзу опушение влагалищ нижних стеблевых листьев, особенно хорошо выраженное у молодых побегов, не свойственно широко распространенной в Восточной Сибири типовой расе *R. macroura*. Пока новый подвид известен только из поймы р. Тнэквеем (крупного правого притока р. Канчалан на севере Нижне-Анадырской низменности) в пределах общего контура Тнэквеемской чозениевой рощи; растет на открытых песчано-галечниковых участках поймы и очень обилен здесь.

4. **Kobresia filifolia (Turcz.) Clarke ssp. subfilifolia Egor., Jurtz. et Petrovsky ssp. nov.** — *K. simpliciuscula* ssp. *subfilifolia* Egor., Jurtz. et Petrovsky, 1979, Бюл. Моск. общ. исп. прир., Отд. биол., 84, 5 : 118, nom. nud. — *K. filifolia* auct. non Meinsh.: Петровский, 1964, Аркт. фл. СССР, 3 : 36. A subspecie typica inflorescentia minore compactioreque, spiculis paucioribus, haud ramosa, raro basi vix ramosa, ramis 1—2 abbreviatis 2—3-spiculatis, fructibus saepe paullo angustioribus, necnon statura humiliore differt.

Typus: Paeninsula Tschuktschorum in cannonis fl. Putukuneiveem (influentiae sinistrae fl. Czegitun), 1.5 km ab ostio, in terrasa montana calcarea sicca, in tundra caricoso-kobresiosa calciphytica, copiosae, in associatione cum Carice petricosa s. l., 20 VII 1972, fl. et fr. immat., V. Raszhivin, N. Sekretareva, B. Jurtzev (LE, cum 4 isotypis).

Habitat in territoriis montanis arcticis et subarcticis Asiae boreali-orientalis (in jugis Tuora-Sis, Czerskii, Pekulnei, Montibus Ust-Belskije et in systema fl. Czegitun, in partibus boreali-orientalibus paeninsulae Tschuktschorum in decliviis siccis calcareis herbosis herboso-dryadosisve necnon in vallibus inundatis calcareis fluminum.

Гипоарктическая (гипоаркто-монтанная?) кальцефильная раса *K. filifolia*. Из-за несколько иной (более узкой) формы плодов мы были склонны подчинять этот подвид арктоальпийскому циркумполярному кальцефильному виду *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz. (Юрцев и др., 1979), широко распространенному на выходах карбонатных и основных пород в арктических и субарктических районах Якутии и Чукотки, как правило, на лучше увлажненных экотопах. Однако более детальное изучение плодов показало, что даже образцы с узкими плодами имеют микроскульптуру плодов, типичную для *K. filifolia*, а не для *K. simpliciuscula*. У последней плоды более острошероховатые (при рассматривании в бинокуляр при сильном увеличении), с ясно выраженной продольной бороздчатостью, тогда как у *K. filifolia* бугорки на поверхности плодов выражены слабее, продольная бороздчатость неясная (зато при сильном увеличении бинокуляра лучше различимы поперечные бороздки), зрелые плоды лоснящиеся, гладкие. От *K. simpliciuscula* исследуемое нами растение отличается также щетиновидно свернутыми листьями, более плотными дерновинками, рыжими или рыжевато-коричневыми (не бронзово-коричневыми) несколько более крупными колосками с более обильными тычиночными цветками и другими признаками и, кроме того, ксерофильной экологией.

Основной ареал подвида — выходы известняков в разных районах Верхояно-Колымской горной страны, на восток до Усть-Бельского массива ультраосновных пород и выходов ультраосновных пород в южной части хр. Пекульней (бассейн Анадыря); крупная изолированная популяция обнаружена в известняковых каньонах в бассейне р. Чегитунь на северо-востоке Чукотского п-ова. Здесь обычны также *Carex macrogyna* Turcz. ex Steud., *Torularia humilis* (C. A. Mey.) O. E. Schulz, *Calamagrostis purpurascens* R. Br. — обычные спутники вида на выходах известняков в горах Северо-Восточной Якутии, а также *Hedysarum mackenzii* Richards. — ближайший сородич восточносибирского *H. dasycarpum* Turcz., входящего в тот же комплекс. Реликтовая природа данного комплекса в Северо-Восточной Азии несомненна. Популяции с известняков верховий р. Оленек и Оленек-Вилюйского водораздела по совокупности признаков ближе к типовой расе; уклонения к ней иногда можно встретить и в субарктических популяциях данного подвида (бассейн Индигирки). Типовая раса широко распространена в Центральной Якутии на пойменных лугах. В Северной Америке вид пока не обнаружен, хотя ареал многих представителей того же комплекса включает известняковые районы Аляски и Юкона.

5. **Claytonia porsildii Jurtz. sp. nov.** — *C. arctica* auct. non Adams: A. Porsild, 1974, Nat. Mus. Canad. Publ. Bot. 4 : 20, plate 2. — A *C. arctica* Adams petalis pallide roseis (non flavis, nec superne albis, basi flavis), foliis radicalibus anguste oblanceolatis basi longe cuneatis (non obovatis vel lanceolato-obovatis basi adrupte angustatis), caulibus floriferis longitudine plerumque aequantibus facile distinguitur.

Typus: Canada boreali-occidentalis, prov. Yukon, Montes Ogilvienses, in monte prope mil. 50—54 viae Dempster, magis ad orientem, in locis humidis glareosis, 5800 ft supra mare, 15 VIII 1966, № 447, fr., R. T. Porsild (CAN). Specimen typicum a cl. A. E. Porsildio, l. c., in tabulo 2 depictum est.

Habitat in jugo Brooks et montibus adjacentibus Americae boreali-occidentali.

Species nostra in memoriam prof. A. E. Porsildii, florae Americae arcticae borealisque exploratoris emeriti, nominata est.

В опубликованной в последние годы жизни важной работе A. Porsild, l. c. помещена фотография образца *Claytonia*, собранного его братом R. Porsild в 1966 г. в горах Огилви (юго-западный Юкон) и отождествленного этим автором с восточносибирским, преимущественно арктическим (метаарктическим) видом *C. arctica* Adams. В той же работе перечислены остальные североамериканские образцы (из хр. Брукса, на запад до мыса Лисборн), причисляемые A. Porsild к тому же виду. Однако упомянутая фотография, равно как и указание A. Porsild о том, что лепестки у американских растений бледно-розовые с пурпуровыми жилками, не оставляют сомнений в том, что американское растение невозможно отождествить с *C. arctica* — видом, хорошо знакомым мне не только по обширным коллекциям из разных районов Северо-Восточной Азии, но и по личным наблюдениям в большинстве районов, откуда этот вид известен. A. Porsild говорит о сходстве американских образцов с камчатскими образцами *C. arctica*, однако последние также по многим признакам не сходны с настоящей *C. arctica* и потому не случайно не отнесены к этому виду в «Арктической флоре СССР» (Волкова, 1966); по-видимому, они представляют самостоятельный таксон (как и командорские и алеутские популяции), более близкий к описываемому здесь виду из гор Аляски и Юкона. Напротив, образцы с о. Врангеля, о несходстве с которыми американского растения пишет A. Porsild — типичная *C. arctica*. Лепестки у восточных популяций *C. arctica* всегда белые, желтые лишь при основании пластинки (желтоцветковая — типовая — раса обычна в низовьях Лены); прикорневые листья короткие, с широкой пластинкой, быстро суженной в пурпурово-окрашенный черешок. Крайне восточные местонахождения несомненной *C. arctica* — в верховье р. Ионивеем на юго-востоке Чукотского п-ова и у пос. Беринговский (северо-восточная оконечность Корякского нагорья). В отличие от нижнеленских популяций, населяющих не только щебневато-мелкоземистые осыпи, галечные берега ручьев, но и травянисто-кустарничково-моховые тундры горных склонов, чукотские популяции *C. arctica* почти неизменно приурочены к щебнистым осыпям склонов гор, образованным некарбонатными породами. В материковых районах Чукотки вид встречается спорадически, зато он очень обычен на о. Врангеля, где экологическая амплитуда его значительно шире.

6. **Claytonia soczaviana Jurtz. sp. nov.** — *C. eschscholtzii* auct. non Cham.: Кузенева, 1936, Фл. СССР, 6 : 382, p. max. p., excl. pl. czukot.; Волкова, 1966, Аркт. фл. СССР, 5 : 187, p. p., quoad plantas non arcticas; Юрцев, 1974, Эндем. высокогор. раст. Сев. Аз. : 24. — A *C. eschscholtzii* Cham. ex partibus extremiorientalibus paeninsulae Tschuktschorum et Alaska racemis (2) 3—6-floribus (nec 2-, rarius 3-floribus) elongatis (non subumbelliformibus), pedunculis petalis 3—6-plo (non 1.5—2-plo) longioribus tenuioribusque saepe flexuosis, floribus saepius minoribus, petalis pro more angustioribus ad basin magis sensim angustatis, praeterea statura plerumque robustiore, foliis in parte superiore (nec in parte media vel inferiore) saepe maxime dilatatis interdum indistincte petiolatis (haud epetiolatis), chromosomatum numero diploido ($2n=16$) duplo minore et habitationibus suboligotrophicis distinguitur.

Typus: Regio Amurensis, systema fl. Zeja, jugum Tukuringra, alpis in cursu superiore fl. Erakingra, in valleculis humidis, 24 VI 1914, fl. et fr., N. Prochorov et O. Kuzeneva (LE, cum isotypo unico).

Habitat in regionibus alpinis subalpinisque Sibiriae Orientalis (juga Suntar-Chajata, Czerskii, Dshugdshur, Duse-Alin, Sikote-Alin, Stanovoi, Montes Kolymenses et transbaikalenses) in tundris schistosis fruticulosolichenosis vel muscosis, in substratis plus minusve acidis.

Species nostra in memoriam academici V. B. Soczavae, exploratoris emeriti florae et vegetationis regionum arcticarum, alpinarum borealiumque Asiae Septentrionalis, nominata est.

Исследования на Чукотке, проведенные сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в 1964—1979 гг., показали, что описанная с востока Чукотского п-ова *C. eschscholtzii* Cham. не встречается на Чукотке западнее крайне восточных районов Чукотского п-ова и отделена обширной дизъюнкцией от восточносибирских высокогорных популяций, традиционно относимых к тому же виду. По сообщению П. Г. Жуковой (неопубликованные данные), восточночукотская *C. eschscholtzii* s. str. — тетраплоид с $2n=32$, как и родственная ей *C. acutifolia* Pall. ex Schult.; учитывая близость обоих таксонов, E. Hultén (1944) считает *C. eschscholtzii* подвидом *C. acutifolia* — ssp. *graminifolia* Hult., распространенным, кроме Чукотки, также на северных островах Берингова моря и на Аляске (хр. Брукса, включая западные отроги; п-ов Сьюард; низовье Юкона; высокогорья Юконского плато и хр. Аляскинского).

Популяции из субарктических горных районов Колымского нагорья (Карамкенский перевал) и хр. Тас-Кестабыт (пос. Усть-Нера) оказались диплоидными с $2n=16$ (Жукова, 1966; неопубликованные данные). Сравнение восточночукотских арктических популяций с высокогорными из разных районов Восточной Сибири (и Дальнего Востока) выявило серию морфологических различий (см. диагноз), что и дало основание выделить гольцовое восточносибирское растение в самостоятельный вид; последний назван в честь выдающегося отечественного ботанико-географа академика В. Б. Сочавы, собравшего превосходную серию плодоносящих образцов данного вида в 1931 г. на хр. Дуссэ-Алинь (Высокогорная флора Дуссэ-Алиня. Бассейн Сулуна, истоки р. Ям-Макита, горная тундра на перевале, 4 VIII 1931, пл., В. Б. Сочава; там же, голец на истоках Кургундьи, 8 VIII 1931, пл., В. Б. Сочава; LE), а позднее опубликовавшего в своей известной работе по географии высокогорной растительности Сибири и Дальнего Востока схематическую карту ареала *C. eschscholtzii* s. l. (Сочава, 1956).

Характеристика *C. eschscholtzii* в «Арктической флоре СССР» (Волкова, 1966) в действительности относится к *C. soczaviana*, в частности такие признаки, данные в ключе на с. 184 в антитезе *C. acutifolia*, как малочисленные и незатвердевшие перепончатые влагалища базальных листьев, нижние базальные листья со слабо выраженным черешком (у *C. eschscholtzii* s. str. пластинка листа, наиболее широкая обычно ниже середины, переходит в пленчатое влагалище без черешковидного сужения), многоцветковое соцветие, рыхлое и извилистое (у *C. eschscholtzii* всего 2—3 цветка в зонтиковидной укороченной кисти со сближенными прицветниками), более мелкие лепестки (у *C. eschscholtzii* они не мельче, чем у *C. acutifolia*) и др.

В атласе ареалов «Эндемичные высокогорные растения Северной Азии» (1974) название *C. eschscholtzii* сохранено за гольцовым растением, тогда как чукотско-аляскинское именуется *C. acutifolia* ssp. *graminifolia*, однако *C. eschscholtzii* была описана с азиатского побережья Берингова пролива и потому данный биноминал является приоритетным названием берингийского арктического таксона в ранге вида. Рисунок *C. acutifolia* ssp. *graminifolia* в работе E. Hultén (1968) очень точно передает основные особенности *C. eschscholtzii* s. str. На восточном и юго-восточном побережьях Чукотского п-ова *C. eschscholtzii* и *C. acutifolia* обитают совместно, однако, как правило, на разных экотопах: *C. eschscholtzii* характерна для сырых эвтрофных тундр на выходах карбонатных и основных пород, *C. acutifolia* — для кислых субстратов (от сырых тундр ложбин стока и шлейфов склонов до умеренно увлажненных кустарничково-моховых и кустарничково-лишайниковых ацидофитных тундр). *C. soczaviana* по своей экологии близка к *C. acutifolia*.

7. **Saxifraga arctolitoralis Jurtz. et Petrovsky sp. nov.** — *S. hyporboreae* R. Br. proxima, sed habitu humiliore (2—3 cm alt.) caespitoso, caulium calicumque pubescentia plerumque densiore, pilis multicellularis ecoloratis, calycis tubo quam sepala longiore, longe obconico, sicut ovarii, pro more viridi, stylis longioribus, in ovaria magis sensim transientibus, foliis caulibusque crassioribus, vix rosulatis, chromosomatum numero tetraploido, 2n=52 (nec diploido), necnon habitationibus nivali-litoralibus salinis (nec nivalis) ab ea distinguitur.

A *S. rivulari* L. ex montibus et litoribus Fennoscandiae necnon regionibus arcti-atlanticis statura multo humiliore, pubescentia densiore, pedunculis multo brevioribus erectisque (nec flexuosis), calycis tubo obconico, quam sepala pro more longiore (non late rotundato, phialiformi, quam sepala breviore), habitatione et ceteris valde distincta.

Typus: Paeninsulae Tschuktschorum pars australi-orientalis, litus boreali-occidentalis freti Senjavinii, inter ostia fl. Chutenreczchenveem et fl. Kurgyveem, in tundra nivali-litorali ad pedes declivii australis terrasae, cum *S. hyperborea* R. Br., copiosae, 19 VIII 1978, fr. № S-78-1, B. A. Jurtzev (LE).

Habitat in tundris nivali-litoralibus in litoribus Terrae Tschuktschorum.

Тип: Юго-восточная часть Чукотского п-ова, северо-западный берег пролива Сенявина между устьями рек Хутенречхенвеем и Кургывеем, приморская нивальная тундра у подножья южного склона высокой террасы, вместе с *Saxifraga hyperborea* (обе — массово, переходные формы отсутствуют!), 19 VIII 1978, пл., № С-78-2, Б. А. Юрцев (LE).

Паратипы (paratypi): 1) Чукотский п-ов, побережье Берингова пролива между мысом Леймин и устьем р. Китулинвеем, песчаное днище оврага у устья, засоленный субстрат, рядом с *Carex subspathacea*, 4 VIII 1970, пл., № 70-160у, Ю. П. Кожевников, А. А. Нечаев, Б. А. Юрцев (2n=52); 2) Западная Чукотка, юго-западный берег Чаунской губы близ устья ручья Подножного, песчано-галечные наносы, 4 VII 1960, цв. и незрел. пл., И. Г. Левичев, А. А. Коробков, Б. А. Юрцев (2n=52); 3) южная оконечность Чукотского п-ова, зал. Провидения, бухта Эммы, окрестности пос. Урелики, устье речки, 4 VII 1969, цв., А. А. Коробков (2n=52); 4) о. Врангеля, окрестности бухты Сомнительной, песчаная литораль, 26 VII 1965, цв., № 65-195, В. В. Петровский, П. Г. Жукова (2n=52); 5) северный берег Чукотского п-ова, к западу от мыса Сердце-Камень, устье р. Нэттэвеем, левый берег, 28 VII 1976, цв. и пл., № 418, Л. А. Сергиенко.

Приморское растение Чукотки, которое близко к циркумполярному арктическому (метаарктическому) диплоидному виду *S. hyperborea* R. Br., но легко отличимое от последнего по общему облику (низкорослое, дернистое, обычно зеленое, обильно опушенное растение с сочноватыми листьями), по признакам пестика и плодов, соотношению трубки и зубцов чашечки, отсутствию антоциановой окраски перегородок многоклеточных волосков и другими признаками (см. диагноз). Оба растения нередко растут рядом на приморских снежниках вблизи береговых обрывов, но не образуют гибридных форм с переходными признаками, что объясняется различием в числе хромосом; неоднократные подсчеты П. Г. Жуковой выявили тетраплоидное число у нашего вида. То же число имеет и *S. rivularis* L. s. str. из Фенноскандии и приатлантической Арктики, однако по форме чашечки, листьев, длинным отстоящим извилистым цветоножкам она отличается от обоих вышеназванных видов. Ареал *S. arctolitoralis* пока выяснен недостаточно; очень вероятно нахождение ее на Аляске.

ЛИТЕРАТУРА

Волкова Е. В. (1966). Род *Claytonia*. В кн.: Арктическая флора СССР, 5. Л., Изд. АН СССР. — Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений северо-востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — Сочава В. Б. (1956). Закономерности географии растительного покрова горных тундр СССР. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л., Изд. АН СССР. — Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. (1974). Новосибирск, Наука. — Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. (1979). Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. I—II. Бюл. МОИП, отд. биол., 84, 5—6. — Hultén E. (1944). Flora of Alaska and Yukon, 4. Lund. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territiories. Stanford.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 VII 1980.

УДК 005 : 582.261.5.001.33 (262.5)

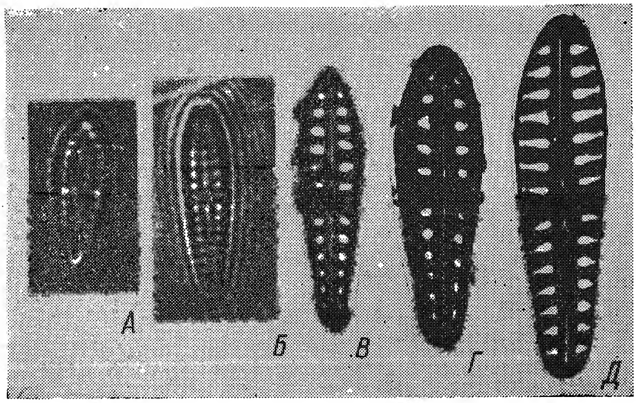
Н. Е. Гусляков

НОВЫЙ ВИД РОДА *GOMPHONEMA* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ЧЕРНОГО МОРЯ

N. E. GUSLYAKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *GOMPHONEMA* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM THE BLACK SEA

Представлены данные по морфологии створки ранее не известного вида диатомовой водоросли.

При изучении диатомовых водорослей обрастаний в прибрежной зоне Одесского залива Черного моря обнаружен один ранее не известный вид рода *Gomphonema* Ag., который был изучен в световом и трансмиссионном



А, *Б* — общий вид створки в световом микроскопе. Увел. 10×100 (апохромат, апертура 1,32), при фотопечати увеличено в 4.2 раза; *В—Д* — структура створки в электронном микроскопе. Увел.: *В* — 6000, *Г* — 6200, *Д* — 8000.

электронном микроскопах — СМ и ТЭМ. Ниже приводится описание этого вида.

Gomphonema domniciae Gusl. sp. nov. Cellulae solitariae, heteropolares, 6—8 mkm longae, 1.7—2.5 mkm latae. Frustula extremitatibus obtuse rotundatis, extremitate capitata plus minusve lata. Areolae radiales, 10—18 pro 10 mkm, in sub microscopio electronico transmissario orbiculares vel transversaliter protractae, in valvis uniserialiter dispositae. Area axilis angusta, linearis, media magna et in modum taeniae transversae ad limbum valvae excedentis dilatata. Noduli terminales raphes ab extremitatis valvae remoti, centrales vero unilateraliter subinflexi. Raphe recta. Puncta isolata, septa necnon anuli intercalares nulli (vide iconem fig, *A—D* — in epenthesi).

Typus. URSS, Pontus Euxinus, inter algas et obductionem lapidum litoralium sinus Odessensis, salsitate aquae marine 16.5‰, temperatura 14—15°, 10 V 1975, solitarie, N. E. Gusljakov. In cathedra botanicae universitatis Odessensis conservatur.

Affinitas. Species nostra *G. skvortzowii* Nik. affinis est, sed structura valvarum necnon anulis intercalaribus septisque nullis differt.

Species in honorem matris auctoris Domniciae Gusljakovae nominatur.

По данным СМ и ТЭМ. Клетки одиночные, гетеропольные, 6—8 мкм длины, 1.7—2.5 мкм ширины. Панцирь с тупозакругленными концами. Головчатый конец более или менее широкий. Ареолы радиальные, 10—18 в 10 мкм. В ТЭМ ареолы округлые или вытянутые в поперечном направлении, образуют на створках только один продольный ряд. Осевое поле узкое, линейное, среднее большое и поперек расширенное в виде поперечной ленты, переходящей на загиб створки. Конечные узелки шва удалены от концов створки. Центральные узелки шва загнуты в одну сторону. Шов прямой. Изолированных точек, септ и вставочных ободков нет (см. рисунок, *А—Д*).

Тип: СССР, Черное море, среди водорослей и обрастаний прибрежных камней Одесского залива, при солености 16.5‰, температуре 14—15°, 10 V 1975, единично, Н. Е. Гусляков. Хранится на кафедре ботаники Одесского государственного университета.

Родство. Наш вид по размерам близок к *G. skvortzowii* Nik., но отличается от него структурой створок, отсутствием вставочных ободков и септ.

Вид назван в честь матери автора Домникии Исаевны Гусляковой.

ЛИТЕРАТУРА

Николаев В. А. (1969). Новые виды морских эпифитных диатомовых водорослей. Нов. сист. низш. раст., 6.

Одесский государственный университет.

Получено 9 VII 1979.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.527.7 (470. 51)

Т. П. Ефимова, М. М. Поникарук, А. Н. Пузырев

НАХОДКИ НОВЫХ ВИДОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ В УДМУРТИИ в 1978—1979 гг.

T. P. EFIMOVA, M. M. PONICARUK, A. N. PUZYREV. NEW FINDS OF VASCULAR PLANTS SPECIES IN UDMURTIA IN 1978—1979

Приводятся 30 видов высших растений, из которых 22 являются заносными, а 8 — аборигенными. Из 22 заносных видов 13 найдены впервые, 9 — повторно. Сообщается о нахождении 4 новых для флоры Удмуртии видов, для 4 редких видов указываются новые местонахождения.

Несмотря на то что флора Удмуртии к настоящему времени изучена достаточно хорошо, все еще обнаруживаются новые, ранее не встречавшиеся и не указывавшиеся для нее виды. За два последние года найдено 4 таких вида.

Echinops sphaerocephalus L. Встречен в 1978 г. у дер. Голюшурма Алнашского р-на на высоком правом берегу р. Иж при впадании ее в Каму.

Hieracium prussicum Naeg. et Peter. Найден на опушке леса у пос. Ува Увинского р-на.

Inula helenium L. В большом количестве произрастает на заброшенном огороде в дер. Голюшурма Алнашского р-на. Растение найдено в 1978 г. Судя по местообитанию, можно предположить, что оно возделывалось, а теперь одичало.

Phleum alpinum L. Собран в 1978 г. у дер. Голюшурма Алнашского р-на на висячем болоте у выхода ключа. Н. Н. Цвелев (1976) указывает этот вид только для крайнего севера европейской части СССР.

Кроме того, второй раз были найдены 4 редких для флоры республики вида.

Centaurium erythraea Rafn. Найден в 1978 г. на травянистом склоне у завода в г. Ижевске. Указывается для окрестностей г. Глазова (Нимвицкий, 1906).

Goodyera repens (L.) R. Br. Обнаружен в 1979 г. в лесу у пос. Виняшур-Бия Селтинского р-на. Впервые этот вид был собран в 1968 г. в хвойном лесу у дер. Тюлькино-Пушкари Увинского р-на (Ефимова и др., 1971).

Vaccaria hispanica (Mill.) Rauschert. В большом количестве найден в 1978 г. на газоне в пос. Вараксино в окрестностях г. Ижевска. Впервые был собран в 1952 г. в посевах овса у дер. Шевырялово Сарапульского р-на (Ефимова, 1972).

Aster amellus L. Найден в 1978 г. около железной дороги в пос. Вараксино в окрестностях г. Ижевска. Указывается для Киясовского р-на (Ефимова, 1972).

В 1978—1979 гг. было собрано 12 новых адвентивных видов, большинство которых встретилось на насыпях железных дорог и пустырях.

Anthemis arvensis L. Собран в 1978 г. в единственном экземпляре на ж.-д. насыпи у пос. Вараксино в окрестностях г. Ижевска. Редкое заносное растение (Маевский, 1964).

Arabis borealis Andrz. Найден в 1978 г. на ж.-д. насыпи у ст. Ягул Кизнерского р-на. Растение распространено в степях Южной Сибири и Казахстана.

Cirsium incanum (S. G. Gmel.) Fisch. Собран в 1978 г. на пустыре у старого аэропорта в г. Ижевске. Распространен в центральных и южных областях европейской части СССР.

Gypsophila elegans Bieb. В большом количестве встречен в 1978 г. на ж.-д. насыпи и на газоне в пос. Вараксино в окрестностях г. Ижевска. Вид распространен в Крыму и на Кавказе.

Holcus lanatus L. Единственный экземпляр был найден на запасном пути ст. Заводская в окрестностях г. Ижевска. Встречается в Прибалтике, в центральных и южных областях европейской части СССР (Цвелев, 1976).

Matthiola oxyceras DC. Найден в 1978 г. на газонах в пос. Вараксино в окрестностях г. Ижевска, а в 1979 г. — на пустыре в Индустриальном р-не г. Ижевска. Распространен в степях Крыма и в Причерноморье.

Puccinellia gigantea (Grossh.) Grossh. Растение собрано в 1978 г. на ж.-д. насыпи у ст. Ижевск-II, а в 1979 г. — на влажном месте вдоль Воткинского шоссе в Индустриальном р-не г. Ижевска. Цвелев (1976) указывает этот вид как заносный для Риги, Калинина и Кирова.

Argusia sibirica (L.) Dandy. В большом количестве найден в 1978 г. на ж.-д. насыпи у ст. Ижевск-II. Распространен на юге европейской части СССР, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке и в Средней Азии.

Tragopogon ruber S. G. Gmel. Найден в 1978 г. на ж.-д. насыпи у ст. Заводская в окрестностях г. Ижевска. Вид распространен в пустынно-степной зоне юга европейской части СССР (Маевский, 1964).

Trifolium incarnatum L. Культивируется на Черноморском побережье, в других районах — заносное. Найден в 1978 г. на глинистом склоне у дороги в окрестностях г. Ижевска.

Saussurea alpina (L.) DC. Собран в 1979 г. на ж.-д. насыпи у пос. Ува Увинского р-на. Распространен на севере европейской части СССР (Маевский, 1964).

Setaria italica (L.) Beauv. В южных областях культивируется, встречается как заносное. Найден в 1978 г. на ж-д. насыпи у ст. Заводская в окрестностях г. Ижевска и в 1979 г. — на пустыре в г. Ижевске.

Довольно много заносных видов было найдено второй раз. Вероятно, эти виды начинают расселяться по территории республики или же их зачатки заносятся в разное время в различные места.

Acroptilon repens (L.) DC. Найден в 1979 г. на ж.-д. насыпи у ст. Юськи. Впервые собран у ж.-д. полотна на ст. Камбарка (Туганаев и др., 1978).

Artemisia annua L. Найден в 1978 г. на ж.-д. насыпи у ст. Заводская и на улицах г. Ижевска. Указываются местонахождения в окрестностях г. Ижевска Ю. Д. Гусевым (1977).

Bromus secalinus L. Собран в 1978 г. у старого аэропорта в г. Ижевске. Впервые найден у пристани Гольяны Завьяловского р-на (Бузанов и др., 1977).

Coryandrum sativum L. Найден в 1978 г. на ж.-д. насыпи у ст. Заводская. Первый раз собран в 1970 г. на пустыре в г. Ижевске (Ефимова, 1972).

Daucus carota L. Найден в 1978 г. на ж.-д. насыпи у ст. Заводская, а в первый раз — на ж.-д. насыпи у ст. Ува Увинского р-на (Туганаев и др., 1978).

Delphinium orientale J. Gay. Найден в 1978 г. на ж.-д. насыпи у ст. Вараксино, а в 1979 г. — у ст. Кез. Впервые обнаружен на ж.-д. насыпи у ст. Пугачево (Бузанов и др., 1977).

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray. В 1976 г. был найден Гусевым (1977) в окрестностях г. Ижевска, а в 1979 г. — нами у пристани в г. Сарапуле.

Galinsoga parviflora Cav. Найден в 1978 г. в двух местах у ст. Ижевск-II и вдоль трамвайных путей в Индустриальном р-не г. Ижевска. Первый раз встречен в 1962 г. у дороги в дер. Девятово Сарапульского р-на (Ефимова, Туганаев, 1964).

Onopordum acanthium L. Впервые был найден в 1975 г. на ж.-д. насыпи у ст. Пугачево (Бузанов и др., 1977), а второй раз — в 1977 г. у старого аэропорта в г. Ижевске.

ЛИТЕРАТУРА

Бузанов В. А., Ефимова Т. П., Сентемов В. В. (1977). Общая характеристика рудеральной флоры Удмуртии. В кн.: Культурная и сорная растительность Удмуртии. Ижевск, Удмуртия. — Гусев Ю. Д. (1977). Материалы по адвентивной флоре Удмуртии. Бот. ж., 62, 5. — Ефимова Т. П. (1972). Определитель растений Удмуртии. Ижевск, Удмуртия. — Ефимова Т. П., Туганаев В. В. (1964). О некоторых редких и новых для флоры Удмуртии видах растений. Бот. ж., 49, 12. — Ефимова Т. П., Сентемов В. В., Сентемова А. В. (1971). Новые для флоры Удмуртии виды растений. Бот. ж., 56, 3. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 9-е, Л., Колос. — Нимвицкий А. А. (1906). Растения окрестностей города Глазова Вятской губернии. Пермь. —Туганаев В. В., Ефимова Т. П., Тычинин В. А. (1978). Растения — иммигранты Удмуртии (исследования 1974—1977 гг.). Бот. ж., 63, 10.— Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука.

Удмуртский государственный университет.

Получено 6 V 1980.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.7 (47+57)

Ю. А. Лукс

К ВОПРОСУ О ТЕРМИНОЛОГИИ И МЕТОДИКЕ ИСКУССТВЕННОГО ПЕРЕНОСА РАСТЕНИЙ В ПРИРОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

YU. A. LUX. ON THE TERMINOLOGY AND THE METHOD OF ARTIFICIAL TRANSFER OF PLANTS INTO NATURAL ECOSYSTEMS

Предлагаются к обсуждению вопросы, связанные с документацией, публикацией, терминологией различных вариантов переноса заповедных (в особенности исчезающих и редких) лекарственных, декоративных и других растений в нарушенные природные экосистемы. Дается определенное толкование понятий «репатриация», «реинтродукция», «реставрация» и «интродукция в природные условия»; термин «реакклиматизация» предлагается исключить из обращения. Особое внимание уделяется разработке документации, обязательной при подготовке и осуществлении любых вариантов искусственного переноса растений в природные условия и направленной на предупреждение и исключение возможных будущих флористических ошибок. Одновременно обсуждаются вопросы долговременного этикетирования растений, перемещаемых в природные местообитания.

Известно, что в настоящее время под охраной исчезающих и редких растений понимаются не только пассивные действия, заключающиеся в их инвентаризации, популяционно-количественном и эколого-биологическом изучении непосредственно в природных условиях, включении в местные списки заповедных растений и в «Красные книги» разных рангов, собственно сохранение в заказниках и заповедниках и т. п., но также и некоторые активные действия — создание специализированных экспозиций, коллекционных участков, культивирование и массовое размножение с различными целями в местных ботанических садах, введение в культуру и даже интродукция в ботанические сады, находящиеся далеко за пределами естественных ареалов тех или других видов охраняемых растений.

Одно из весьма важных направлений активных действий в охране исчезающих и редких видов растений — это стремление к возможно более полному искусственному восстановлению нормального количественного соотношения видов в нарушенных экосистемах. В последние годы в печати, а также на совещаниях, конференциях и симпозиумах, посвященных вопросам охраны природы, все чаще подчеркиваются актуальность и необходимость таких активных действий.

Вопросы, связанные с искусственным переносом растений в природные условия, действительно очень важны и своевременны. Но, к сожалению, еще совершенно не разработаны исходные положения и принципы документальной обеспеченности, терминология, формулировки понятий и сама методика различных форм вмешательства человека в нарушенные природные процессы с целью их нормализации. Поэтому добрые пожелания о необходимости всячески способствовать восстановлению нарушенных экосистем большей частью остаются лишь на бумаге. Иногда, правда, делаются попытки стихийного, бесконтрольного и неунифицированного осуществления отдельных актов переноса предварительно размноженных культивируемых образцов различных видов дикорастущих растений в их природные местообитания. Как правило, подобный перенос производится без должных документальных записей, этикетирования переносимых особей растений и необходимых публикаций.

Больше того, подобные активные действия, связанные с переносом растений в природные условия, именуются разными авторами весьма различно. Некоторые не применяют никаких особых терминов, а суть дела выражают просто словами «возвращение в природные условия» (Цицин, 1974, 1975), другие применяют различные специальные термины, используемые ими в одном и том же смысле. Эти термины следующие: «репатриация» (Лапин, Карписонова, 1973; Соболевская, 1975; «Красная книга», 1975; Колесников, 1976, Молчанов и др., 1976, и др.), «реинтродукция» (Perring, Walters, 1971; Белоусова, 1975а; «Решение сессии Совета ботанических садов СССР», 1975; Прилипко. 1975; Гродзинский, 1975; Lucas, Walters, 1976; Цицин, 1976, 1979; Уолтерс, 1976; Соболевская, 1976; Гогина, 1977; Чопик, 1978; Скворцов и др., 1979, и др.), «реакклиматизация» (Кумари, 1970, цит. по: «Красная книга», 1975; Денисова, Белоусова, 1973; Белоусова, 1975б; Шапокене, 1978), «реставрация» (Голубев, Молчанов, 1978). Все эти термины, по мнению авторов, пользующихся ими, отражают одно понятие — искусственное введение путем пересадки в обедненные естественные популяции какого-либо вида — особей этого вида, специально для этой цели размноженных в условиях культуры.

Надо отметить, что, по-видимому, термин «реакклиматизация» — исторически наиболее ранний, и первоначально он применялся преимущественно зоологами. Так, на I Всероссийском съезде деятелей по охране природы, состоявшемся в 1929 г. («Труды I Всероссийского съезда по охране природы», 1930). П. Е. Васильковский останавливался на вопросе о допустимости акклиматизации и реакклиматизации в заповедниках и настаивал на осторожном подходе к вопросу о реакклиматизации, в особенности акклиматизации в заповедниках таких видов, которые отсутствуют в их флоре и фауне. Вероятно, П. Е. Васильковский под «акклиматизацией» понимал интродукцию чужеродных видов животных и растений, а под «реакклиматизацией» — собственно восстановление почему-либо исчезнувших в данном месте видов. Сопоставляя материалы съезда, можно заключить, что и другие докладчики придерживались близких взглядов на реакклиматизацию. Например, К. А. Киселев считал желательным «реакклиматизировать всех ценных животных и птиц, восстановление которых допускают изменившиеся условия района» (там же: 89); В. А. Паранский говорил, что реакклиматизация необходима для «восстановления и умножения того или иного вида животного и растительного мира» (там же: 90); С. А. Северцов признавал возможность реакклиматизации лишь в том случае, «если она не изменит биоценоза» (там же: 93), и высказывался против акклиматизации новых элементов (видов) фауны и флоры. Именно так в наше время понимает реакклиматизацию Н. Ф. Реймерс (1980), приводя в своей книге «Азбука природы» сразу два определения этого понятия: «реакклиматизация — 1) искусственное возвращение в какую-то местность ранее исчезнувшего там вида живого (ср. акклиматизация, — *Ю. Л.*), 2) процесс приспособления организма к непривычным условиям, ранее бывшим для него естественными» (с. 145). Считая термины «реинтродукция» и «реакклиматизация» синонимическими, Н. Ф. Реймерс указывает, что «реакклиматизация. . . чаще употребляется для животных».

Некоторые современные авторы весьма неустойчивы в своих взглядах на то, какому термину из числа упомянутых выше отдать предпочтение. Л. С. Белоусова (1975а, б) в публикациях одного года пользуется терминами «реинтродукция» и «реакклиматизация» в одном и том же смысле. К. А. Соболевская в работе 1975 г., ссылаясь на П. И. Лапина и Р. А. Карписонову (1973), принимает используемый ими термин «репатриация», а в работе 1976 г. употребляет термин «реинтродукция». В. Н. Голубев и Е. Ф. Молчанов (1978) одновременно приводят два термина — «реинтродукция» и «репатриация» без каких-либо пояснений, в то же время они предлагают пользоваться и термином «реставрация» вместо термина «реинтродукция». Наконец, термин «репатриация» в этой же работе, на наш взгляд, использован авторами совершенно неправильно, а именно для выражения простого интродукционного переноса, что видно из их слов: «Успешная репатриация *Hepatica nobilis* из елово-березового с дубом черешчатым леса в Подмосковье (окрестности г. Лосино-Петровска) в заповедный лес Дуброшину (из дуба черешчатого) Центрально-Черноземного заповедника под Курском нами произведена в 1960 г. путем пересадки нескольких взрослых особей» (с. 39).

Известно, что формулировка понятий и определение наиболее подходящих для них терминов всегда имеют первостепенное значение. Поэтому и в данном случае, когда мы имеем дело с весьма недавно возникшей, но столь актуальной и важной в настоящее время проблемой охраны исчезающих, редких и вообще заповедных видов растений и животных, эти вопросы как основополагающие должны быть решены прежде всего. Надо детально обсудить различные предложения и принять для широкого использования лучшие формулировки понятий и термины, соответствующие им.

По-видимому, термины «репатриация» и «реинтродукция» нельзя считать синонимами. Первый из них довольно точно передает сущность действия. Его с очевидным успехом можно применить к растениям (и животным), возвращаемым в естественные местообитания. Сложное слово «репатриация» буквально и означает «возврат на родину» (от лат. re — приставка, указывающая на возврат, обратное действие, и patria — отечество, родина). Можно поэтому предложить для обсуждения следующую формулировку понятия «репатриация» — искусственное возвращение особей того или иного вида растений (или животных) в основном из числа исчезающих и редких в их исходные нарушенные или обедненные популяции и экосистемы; при этом предусматривается возврат особей, вероятно, менее измененных генетически, выращенных в условиях культуры, по возможности более близких к природным и в пределах того же региона, где находится обогащаемое местообитание данного вида.

Термин «реинтродукция» по своей форме сходен с термином «репатриация», но его буквальное значение («интродукция наоборот») никак не может быть признано удобным для использования. Сложное слово «реинтродукция» образовано также искусственно (от лат. re — приставка, указывающая на возврат, обратное действие или противодействие, и introductio — введение). Частными случаями широкого понятия «интродукция=введение» являются культивирование (выращивание в условиях культуры) дикорастущих растений и введение их в культуру (т. е. создание, выделение, размножение и закрепление селекционных и гибридных форм, а затем и выведение семенных или клоновых сортов). Видимо, поэтому некоторые авторы и считают, что если существует «интродукция=введение» дикорастущих растений, то вполне правомерно принять и реинтродукцию, понимая ее как возврат находившихся в культуре дикорастущих растений на то место, откуда они были первоначально изъяты с целью интродукции. Так, например, Е. М. Егорова (1979) считает, что «ботанические сады должны . . . вести работу по интродукции и реинтродукции редких видов с целью восстановления природного и расширения культурного ареала» (с. 27); Реймерс (1980) приводит определение понятия: «реинтродукция — интродукция растений в места, где вид ранее обитал, а затем исчез, как правило, по вине человека» (с. 147).

Термин «реинтродукция» можно производить и от английского слова «reintroduction», в котором приставка re указывает на вторичность или повторность действия. В этом случае понятие о реинтродукции придется толковать как повторение интродукции в том же направлении (т. е. снова из природных условий в культурные, а не наоборот, как хотелось бы тем авторам, которые поддерживают практическое использование термина «реинтродукция»).

Таким образом, мы считаем, что для обозначения осуществления действия возврата в прежние местообитания искусственно размноженных в условиях культуры особей какого-либо вида надо употреблять термин «репатриация» как наиболее соответствующий самой сути этого действия. Основным критерием следует принять возможно более полную схожесть экологичесих и эдафических условий исходного местообитания репатриируемого вида и места его культивирования с целью предварительного массового семенного или вегетативного размножения, т. е. весь процесс «природа → культура → природа» при «репатриации» обязательно должен протекать в пределах одного региона. Поскольку научно-исследовательскую и практическую работу по репатриации исчезающих, редких и других заповедных растений, по-видимому, следует доверить преимущественно ботаническим садам, дендрариям, ботаническим, лесным и сельскохозяйственным институтам, необходимо четко определить зоны действия каждого из них. Конечно, эти зоны могут быть расширены при наличии у этих организаций дополнительных подведомственных им территорий (заповедников, заказников, опытных полей и станций, питомников, опорных пунктов и др.), на которых также можно вести размножение растений, намеченных для репатриации.

Культивирование с целью массового семенного или вегетативного размножения растений, предназначаемых для возвращения в природные местообитания, вне одного и того же исходного региона не будет гарантировать неизменность (генетического сходства) исходных и возвращаемых особей вида. Нельзя, скажем, образцы видов флоры Крыма, Урала или Кавказа интродуцировать в Киев, Москву или Ленинград, а затем возвращать размноженный посадочный материал интродуцированных образцов этих видов в места их прежнего естественного обитания и называть этот процесс репатриацией. Но поскольку на практике допустима возможность подобных действий (не обязательно столь уж крайних!), то, может быть, именно для подобных случаев целесообразно принять термин «реинтродукция». В данном случае можно не придавать значения буквальному переводу этого термина на русский язык, а ценить за его «родство» с термином «интродукция = введение».

Для обсуждения предлагается следующая формулировка понятия «реинтродукция»; искусственное возвращение в исходные нарушенные или обедненные популяции и экосистемы особей того или иного вида растений (или животных), предварительно размноженных и выращенных в культурных условиях вне пределов того региона, где находится обогащаемое местообитание данного вида.

Таким образом, на основании всего изложенного выше нами предлагается употреблять оба термина «репатриация» и «реинтродукция», но не в качестве синонимов, а для обозначения хотя и однопорядковых, но качественно различных действий. Применение этих двух терминов в том новом, совершенно определенном значении, о котором было сказано выше при формулировке понятий репатриации и реинтродукции, позволит в должной мере отметить различие посадочного материала возвращаемых в природные условия особей видов.

Термин «реакклиматизация» столь неудачен, что, пожалуй, нет смысла даже пытаться обсуждать его. В самом этом термине уже как бы заложено указание на какое-то изменение (акклиматизацию, приспособление к иному климату) растений (или животных), возвращаемых в их природные местообитания, которого совершенно не должно быть. Ведь мы желаем действительно способствовать восстановлению нарушенных популяций и экосистем, а не дальнейшему, неопределенному по характеру антропогенному изменению их.

Термину «реставрация» (Голубев, Молчанов, 1978) следует, по всей видимости, придать особое, вполне самостоятельное значение, оставив его для тех вероятных, но все же редких случаев, когда решено будет осуществить воссоздание локальной популяции какого-либо вида, исчезнувшей или уничтоженной полностью. В том случае, если не окажется в наличии посадочного материала, происходящего именно из этой популяции и выращенного в пределах того же самого региона или вне его границ, то репатриировать или реинтродуцировать будет нечего. Придется решиться на реставрацию (воссоздание) популяции за счет интродукции особей вида из других, географически относительно удаленных мест (регионов).

Можно предложить следующую формулировку понятия «реставрация»: искусственное воссоздание за счет интродукции полностью исчезнувшей или уничтоженной популяции какого-либо вида растений (или животных), осуществляемое за счет интродукции предварительно массово размноженных особей, происходящих из географически относительно удаленных и экологически отличающихся местообитаний данного вида. Реставрация исчезнувшей или уничтоженной популяции, возможно, и оправдана только при полном отсутствии в ботанических садах данного региона или вне его посадочного материала растений, происходящих именно из этой самой исчезнувшей популяции, т. е. при абсолютной невозможности осуществления репатриации или реинтродукции.

Вполне логично упомянуть здесь еще один термин, близкий по своему значению термину «реставрация», а именно — «реконструкция». Вероятно, его лучше всего будет использовать для обозначения восстановления исчезающих или для воссоздания исчезнувших фитоценозов. Но обсуждение этого вопроса выходит за рамки настоящей статьи.

Следует отметить, что даже как будто бы положительное, с самыми добрыми намерениями предпринятое вмешательство человека (типа репатриации, реинтродукции, реставрации, а также интродукции чужеродных элементов) в природные нарушенные и ненарушенные экосистемы может быть причиной совершенно неожиданных, непредсказуемых, крайне нежелательных и необратимых последствий. Подобные единичные и случайные, а тем более массированные и планомерные, но должным образом недокументированные действия в дальнейшем могут привести (и в действительности уже приводят) к разного рода флористическим ошибкам. Поэтому при совершении подобных искусственных действий крайне желательно свести до минимума или исключить вовсе всякий элемент случайности и бесконтрольности.

Если вплоть до настоящего времени акты репатриации, реинтродукции и реставрации были единичными и немногочисленными, чего нельзя сказать об интродукции чужеродных видов растений в природные ассоциации,[1] то сейчас их рекомендуют для более широкого применения. Действительно, как уже говорилось выше, все эти действия, кроме «интродукции чужеродных видов в природные ассоциации», непосредственно относятся к активным формам охраны исчезающих, редких и других заповедных растений. Тем более эти действия должны быть строго регламентированы и документированы. Столь же серьезный подход должен быть и при интродукции в природные экосистемы новых, совершенно не свойственных им чужеродных видов. На необходимость должной документации всех действий, связанных с тем или иным возвращением или переносом растений в природные растительные ассоциации, а также на необходимость соответствующих публикаций неоднократно указывал ряд авторов (Perring, Walters, 1971; Цицин, 1974, 1975; Черовский, 1975, цит. по: Колесников и др., 1977; Симачев, 1975, и др.). Но, кроме пожеланий и рекомендаций, никто пока, к сожалению, не предложил (даже примерно, в самом общем виде), какими должны быть форма и содержание документальных записей и публикуемых материалов, особенности этикетажа переносимых растений, а также не названо место централизованного сбора, хранения и систематизации всех информативных материалов.

---

[1] Имеются в виду разнообразные работы по внедрению экзотов в лесные и другие ценозы, в связи с так называемым облагораживанием лесов, лугов, пастбищ путем подсадки разновозрастных растений или подсева семенами различных интродуцированных инорайонных и иноземных растений.

В связи с этим необходимо срочно разработать и рекомендовать к непременному широкому использованию ботаниками, растениеводами, интродукторами, лесоводами и другими специалистами более или менее однотипных (быть может, даже стандартных) форм обязательного документального обоснования и осуществления актов репатриации, реинтродукции, реставрации и интродукции в природу. Вся рабочая терминология также должна быть отработана и унифицирована.

Вероятно, надо просить редколлегии «Ботанического журнала», «Бюллетеня Главного ботанического сада», «Украинского ботанического журнала» и других республиканских и краевых периодических ботанических изданий об учреждении особого раздела под общим названием «Репатриация и другие виды искусственного переноса растений в природные экосистемы». В таком разделе можно было бы постоянно публиковать лаконичные и унифицированные информативно-справочные материалы по всем видам переноса растений из культуры в природу с целью сохранения видов и восстановления нарушенных природных экосистем. Желательно, кроме такой обязательной публикации, копию публикуемых материалов пересылать в какое-либо крупное ботаническое учреждение всесоюзного значения (БИН АН СССР, ГБС АН СССР и др.) или во ВНИИ охраны природы и заповедного дела при МСХ СССР, которым могут быть поручены сбор, систематизация и постоянное хранение подобных материалов. Такие же информативные материалы по интродуцируемым в природные условия инорайонным и иноземным растениям могли бы концентрироваться в Ленинградской лесотехнической академии и во Всесоюзном институте растениеводства или в других институтах системы ВАСХНИЛ. Определенную помощь в общем учете, систематизации и анализе всех таких материалов может оказать Вычислительный центр АН СССР (Кузьмин и др., 1979). Здесь уместно отметить, что, например, в Англии подобные документальные материалы поступают в обязательном порядке (Perring, Walters, 1971) в Биологический документальный центр (The Biological Record Centre).

Ниже предлагается для обсуждения примерная форма публикуемых материалов по каждому репатриируемому, реинтродуцируемому, используемому для реставрации или интродукции образцу растений. Отдельно предлагается форма этикетирования переносимых в природные местообитания образцов растений. Вполне естественно, что текст публикуемых материалов должен полностью соответствовать записям в специальном журнале постоянного хранения (лучше всего — в так называемом шнуровом журнале), а также содержанию стандартной учетной карточки, предназначенной для централизованного хранения.

1. Родовое и видовое латинское и русское названия растения; местное название растения на русском языке и на необходимом в каждом данном случае одном из языков народов СССР.

2. Название семейства.

3. Категория редкости (согласно региональным перечням заповедных растений, если таковые имеются).

4. Характер предпринимаемого действия: репатриация, реинтродукция, реставрация, интродукция инорайонных и иноземных растений в местные природные условия (ненужное вычеркивается).

5. Происхождение исходного образца:

а) административная и географическая приуроченность и название (если таковое есть) местонахождения, откуда первоначально был взят образец специально для размножения с целью дальнейшей репатриации, реинтродукции, реставрации или интродукции;

б) очень краткая характеристика экологических условий и растительности этого местонахождения;

в) дата (число, месяц, год) первоначального изъятия исходного образца из природного местонахождения, время года;

г) фамилия, имя, отчество и должность коллектора или интродуктора; название учреждения, от имени которого произведено изъятие исходного образца;

д) состояние образца в момент изъятия (семена, цельные растения или их части — корневища, луковицы, клубнелуковицы, клубни, стеблевые и корневые черенки, зоны точек роста для последующего деления верхушечной меристемы и др.) и его фенологическая фаза;

е) число растений (их частей или семян) в исходном образце.

6. Краткая характеристика условий выращивания и размножения растений исходного образца:

а) административная и географическая приуроченность места, куда был перенесен для размножения исходный образец; название учреждения, в котором осуществлялось массовое семенное или вегетативное размножение растений исходного образца;

б) краткие сведения об основных особенностях места, куда были перенесены для размножения взятые из природы образцы: удаленность от исходного природного местонахождения, краткая характеристика экологических условий, совершен ли перенос в пределах одного и того же региона или за пределы последнего.

7. Метод размножения, примененный при подготовке посадочного материала, предназначенного для репатриации, реинтродукции, реставрации или интродукции:

а) семенное размножение: первое семенное поколение (первая репродукция — R_1), полученное из семян, собранных в природе, т. е. из семян R_0; второе семенное поколение (вторая репродукция — R_2), полученное из семян, собранных от растений первого семенного поколения;[2]

б) вегетативное размножение: клон первичный (clone$_1$, сокр. — Cl_1), полученный непосредственно от дикорастущих растений (или от их частей) исходного образца обычными методами вегетативного размножения — черенкованием, отделением дочерних особей, почек и других органов или методом деления верхушечной меристемы (Meri-clone$_1$, сокр. — MCl_1); [3] клон вторичный, полученный от растений первичного клона (Cl_2, MCl_2); клон третьего порядка, полученный от растений вторичного клона или клона второго порядка (Cl_3, MCl_3), и клоны более высоких порядков (четвертого, пятого, шестого);[4] клон первичный, но полученный от растений первого или второго семенного поколения (первой или второй репродукции) — $Cl_{1\text{-}R_1}$, $Cl_{1\text{-}R_2}$, $Cl_{2\text{-}R_1}$, $Cl_{2\text{-}R_2}$; $MCl_{1\text{-}R_1}$, $MCl_{1\text{-}R_2}$, $MCl_{2\text{-}R_1}$, $MCl_{2\text{-}R_2}$ и т. д.[5]

8. Документация собственно самого переноса растений в природные условия при осуществлении репатриации, реинтродукции, реставрации или интродукции в природу:

а) дата (число, месяц, год), время года;

б) фамилия, имя, отчество и должность лица, производящего перенос, руководящего переносом или ответственного за него; название учреждения, от имени которого произведен перенос;

---

[2] Растения третьего и последующих семенных поколений переносить в природные условия не следует; их можно использовать для дальнейшего культивирования, массового размножения с целью получения посадочного материала для зеленого строительства, биохимических и др. научных исследований, организации промышленных плантаций и т. д.

[3] Установление новой дополнительной внутривидовой категории номенклатуры культурных растений «мери-клон» («meri-clone») предложено автором ранее (Лукс, 1975).

[4] При поддержании высокой чистоты клона можно использовать для переноса в природные условия даже растения клона шестого порядка, но не выше.

[5] При поддержании высокой степени чистоты клона можно использовать для переноса в природные условия растения таких клонов, но не выше клонов второго или третьего порядков.

в) общее количество высаженных растений (экземпляров); состояние растений в момент переноса (возраст, фенологическая фаза развития и др.);

г) карто-схема места переноса растений с названием урочища и с указанием номера квартала плана лесо- и землепользования, а также с привязкой к относительно постоянным ориентирам на местности; величина площади, на которой произведена посадка перенесенных растений;

д) характеристика местообитания, куда перенесены растения (высота над уровнем моря, экспозиция, краткое описание растительности и почвы; степень освещенности, увлажнения);

е) план посадки перенесенных растений (не публикуется, но помещается в журнале актов репатриации и других видов искусственного переноса растений в природные экосистемы, одна копия плана прилагается к отсылаемой учетной карточке, а другая сдается в научный архив учреждения, от имени которого произведен перенос, для постоянного хранения);

ж) желательна фотография места посадки перенесенных растений непосредственно сразу после переноса и во время первого после посадки растений сезона их вегетации (общий вид и один-два участка крупным планом);

з) этикетирование перенесенных растений (индивидуальное или групповое) посредством захоронения специальных этикеток (сигнатур) в определенных местах, обязательно указываемых на плане посадки перенесенных растений.

Контрольное этикетирование перенесенных в природные условия растений весьма желательно (индивидуальное — при относительно малом числе особей перенесенных растений, групповое — при массированных посадках большого количества особей). Поскольку этикетки (сигнатуры) должны быть захоронены непосредственно в землю, то материал, из которого они могут быть сделаны, должен быть в высшей степени стойким к коррозии и обеспечивать долговременное сохранение необходимой информации. Таким материалом могут быть особо стойкая пластмасса, стекло, фарфор, фаянс, керамика, латунь, нержавеющая сталь и др. Надпись на этикетке должна быть крайне лаконичной, но содержать определенные данные; стандартный учетный шифр, устанавливаемый для актов переноса растений в природные условия вообще (общий шифр переноса) и для каждого варианта такого переноса — репатриации, реинтродукции, реставрации и интродукции (подчиненные, частные шифры); сокращенное официальное название учреждения; порядковый номер и дата переноса; латинское название перенесенного растения (или растений).

Можно предложить вариант сокращенного текста: общий и частный учетные шифры, сокращенное официальное название учреждения, порядковый номер акта переноса и дата.

Желательно также выбрать и утвердить в качестве стандартных форму и величину этикетки с тем, чтобы сама характерная форма и строго определенная величина указывали бы не только на факт искусственности посадки растений, но и позволяли бы немедленно установить характер посадки (например, этикетка квадратной формы будет указывать на произведенную репатриацию, круглая этикетка — на реинтродукцию, овальная — на реставрацию, треугольная — на интродукцию).

Конечно, любая система этикетирования перенесенных в природные условия растений вряд ли может быть признана вполне удовлетворительно гарантирующей «паспортизацию» таких растений на очень длительный срок. Это тем более очевидно, что по мере последовательных естественных семенных генераций, а также вследствие возможного более или менее интенсивного вегетативного размножения вероятность случайного обнаружения исходных или «маточных» этикетированных растений будет постоянно уменьшаться.

Желая лучше и полнее предупредить случаи флористических ошибок, можно, кроме вышеуказанной весьма детальной документации и этикетирования растений, рекомендовать применение особых (линейных, концентрических и др.) способов посадки переносимых «маточных» растений. Некоторые элементы этой, нарочито искусственной системы посадки растений обязательно будут сохраняться на местности довольно долго и не ускользнут в будущем от взгляда специалиста-ботаника.

Осуществление различных вариантов переноса растений в природные условия является серьезной и ответственной многолетней экспериментальной научно-исследовательской работой. Несомненно, что после перенесения в природу растения должны находиться под постоянным контрольным наблюдением ботаников (во всяком случае первые 5—10 лет). В дальнейшем контрольные осмотры могут быть более редкими, но они не должны прекращаться совсем, так же как и периодические наблюдения (так называемый мониторинг) за состоянием популяций всех исчезающих, редчайших и редких растений.

Выполнение предлагаемых рекомендаций может помочь научно организовать и документально оформлять пока большей частью стихийный процесс искусственного пополнения особями обедненных популяций отдельных видов исчезающих, редких и других заповедных растений. Только при таком условии этот процесс сможет действительно активно служить как на пользу улучшения сохранения заповедных растений, так и успешного ботанического изучения последних.

ЛИТЕРАТУРА

Белоусова Л. С. (1975а). Выявление и охрана редких и исчезающих растений флоры СССР. Бюл. Главн. бот. сада, 95. — Белоусова Л. С. (1975б). Исчезающие растения СССР, методы и перспективы их охраны. Тез. докл. на XII МБК. 1975 г., 2. Л., Наука. — Гогина Е. Е. (1977). Редкие растения: учет и охрана. Вестн. АН СССР, 4. — Голубев В. Н., Молчанов Е. Ф. (1978). Методические указания к популяционно-количественному и эколого-биологическому изучению редких, исчезающих и эндемичных растений Крыма. Ялта. — Гродзинский А. М. (1975). Ценотические исследования в ботанических садах и их значение в решении задач охраны растительного мира. Бюл. Главн. бот. сада, 95. — Денисова Л. В., Белоусова Л. С. (1973). Об охране редких и исчезающих растений СССР. В кн.: Тез. докл. V делегат. съезда ВБО. Киев, АН УССР. — Егорова Е. М. (1979). Редкие и исчезающие виды растений Сахалина и Курильских островов и пути их сохранения. Тез. докл. XIV Тихоокеанского научного конгресса. СССР, Хабаровск, август 1979 г. Комитет А. Охрана и защита окружающей среды. Секция А. 2. Охрана животного мира и наземных экосистем в различных географических зонах. М. — Колесников Б. П. (1976). Секция 18. Охрана растительного мира. XII Международный ботанический Конгресс (Ленинград, 1975 г.). Итоги работы секций конгресса. Бот. ж., 61, 6. — Колесников Б. П., Семенова-Тян-Шанская А. М., Дыренков С. А. (1977). Охрана растительного мира на XII Международном ботаническом Конгрессе (Ленинград, 3—10 июля 1975). Бот. ж., 62, 12. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Л., Наука. — Кузьмин З. Е., Зайцев Г. Н., Сорокин С. В. (1979). Методические указания по учету коллекционных растений ботанических садов СССР с помощью ЭВМ. М., ГБС АН СССР. — Лапин П. И., Карписонова Р. А. (1973). Роль ботанических садов в деле охраны растительного покрова. В кн.: Тез. докл. V делегат. съезда ВБО. Киев. АН УССР. — Лукс Ю. А. (1975). О желательности развития категории клон (clone) в номенклатуре культурных растений. Бот. ж., 60, 7. — Молчанов Е. Ф., Голубев В. Н., Лукс Ю. А. (1976). Некоторые итоги деятельности Никитского сада по охране природы Крыма, оптимизации среды и задачи будущих исследований. В кн.: Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 70. — Прилипко Л. И. (1975). Вопросы международного сотрудничества в области охраны редких и исчезающих видов растений. Бюл. Главн. бот. сада, 95. — Реймерс Н. Ф. (1980). Азбука природы (микроэнциклопедия биосферы). М., Знание. — Решения сессии Совета ботанических садов СССР, состоявшейся 11—13 марта 1974 г. в г. Москве. (1975). Бюл. Главн. бот. сада, 95. — Симачев В. И. (1975). Опыт организации экспозиции редких видов растений в ботаническом саду Ленинградского государственного университета. Бюл. Главн. ботан. сада, 95. — Скворцов А. К., Трулевич И. В., Алферова З. Р. и др. (1979). Интродукция растений природной флоры СССР. Справочник. М., Наука. — Соболевская К. А. (1975). Интродукция растений как путь сохранения и воспроизводства полезных видов природной флоры. Бюл. Главн. бот. сада, 95. — Соболевская К. А. (1976). Сохранение редких и исчезающих видов в ботанических садах. Бюл. Главн. бот. сада, 100. — Труды I Всероссийского съезда по охране природы. (1930). М., Изд. ВООП. — Уолтерс С. М. (1976). Роль ботанических садов в сохранении редких и исчезающих видов растений. Бюл.

Главн. бот. сада, 100. — Цицин Н. В. (1974). Охрана растений и ботанические сады. Природа, 11. — Цицин Н. В. (1975). Задачи ботанических садов в области охраны растений. Бюл. Главн. бот. сада, 95. — Цицин Н. В. (1976). Роль ботанических садов в охране растительного мира. Бюл. Главн. бот. сада, 100. — Цицин Н. В. (1979). Предисловие. В кн.: Интродукция растений природной флоры СССР. М., Наука. — Чопик В. И. (1978). Редкие и исчезающие растения Украины. Справочник. Киев, Наукова думка. — Шапокене Е. (1978). Возможности культивирования и распространения охраняемых растений Литовской ССР. В кн.: Охрана и восстановление растительного покрова (Материалы XIV конференции-экскурсии прибалтийских ботаников по Северной Эстонии 3—10 мая 1978 г.). Тарту, Изд. АН ЭССР. — Lucas G. L., Walters S. M. (1976). Introduction. In: List of rare, threatened and endemic plants for the countries of Europe. Kew. — Perring F. H., Walters S. M. (1971). Conserving rare plants in Britain. Nature, 229, 5284, February 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 II 1980.

УДК 502.7 (47+57)

А. М. Семенова-Тян-Шанская

РЕЖИМ ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЗАПОВЕДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ [1]

A. A. SEMENOVA-TIAN-SHANSKAYA. THE REGIME OF PROTECTION OF THE VEGETATIONAL COVER IN THE RESERVE TERRITORIES

Обсуждаются вопросы режимов охраны растительного покрова на охраняемых территориях (заповедники и заказники). Выражены сомнения в целесообразности абсолютно заповедного режима, так как он не обеспечивает сохранения многих экосистем, особенно степей, лугов, альваров и лесов. При таком режиме меняются взаимосвязи между автотрофами и гетеротрофами, что приводит к изменению растительного покрова и исчезновению многих видов растений. Для сохранения многих типов растительности (степи, луга, альвары) целесообразно применение умеренного выпаса или сенокошения. Необходимы исследования по изучению различных режимов охраны, экологии и биологии охраняемых видов растений.

Отмечая память А. А. Юнатова, нельзя забывать о том, что он в последние годы жизни уделял много внимания охране растительного мира (ОРМ) нашей страны; тогда об этом говорилось еще очень мало. Первое Всесоюзное совещание по вопросам организации охраны ботанических объектов, созванное в марте 1968 г. в Ленинграде Всесоюзным ботаническим обществом, Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР и Научными советами по проблемам «Биологические основы рационального использования преобразования и охраны растительного мира» и «Комплексное биогеоценологическое изучение живой природы и научные основы ее рационального освоения и охраны», положило начало координации исследований в этом плане; оно было проведено по инициативе А. А. Юнатова. Осенью 1967 г. с ним обсуждали программу этого совещания, намечали основных докладчиков. А еще раньше, весной того же года, он как ученый секретарь ВБО принимал активное участие в составлении первого проекта создания в Ленинградской обл. сети ботанических и природных заказников.[2]

---

[1] Доклад, прочитанный на совещании «Экосистемы степей и пустынь Евразии», посвященном памяти профессора А. А. Юнатова (6—7 XII 1979 в Ленинграде).

[2] Природные заказники в Ленинградской области были утверждены Леноблисполкомом только 29 III 1976 г. постановлением № 145.

В последние годы ОРМ заняла видное место в планах почти всех научно-исследовательских ботанических учреждений и вузов СССР; значительно расширилась сеть государственных заповедников и заказников союзного, республиканского и областного значения. И перед исследователями стали возникать все новые и новые вопросы, связанные с проблемой ОРМ. Недаром они занимают видное место на Совещаниях Научного совета, съездах ВБО и обсуждались на XII Международном ботаническом конгрессе (МБК), на котором работала специальная секция ОРМ.

Одним из узловых вопросов при организации охраны растительного покрова и отдельных видов растений на охраняемых территориях является вопрос о режимах охраны. Как сохранить те или иные растительные сообщества и виды растений? Что необходимо предпринять для создания оптимальных условий их существования? Какие способы хозяйственного использования возможно при этом применять? На эти и многие другие вопросы, связанные с охраной отдельных видов растений и растительных сообществ, далеко не всегда можно ответить. Даже в вышедших за последнее время двух «Красных книгах» СССР (1975, 1978) и справочниках по охране редких и исчезающих видов, составленных В. И. Чопиком (1978) для Украины, Л. И. Малышевым и Г. А. Пешковой (1979) для Сибири, и др., не указывается, что требуется для охраны того или иного вида, неясно, что следует подразумевать под выражением нуждается «в охране», «в государственной охране» или «полной охране».

Обычно считается, что изъятие территории из сферы хозяйственного использования является самым верным способом (режимом) охраны всех экосистем и особенно ботанических объектов. Полное прекращение на охраняемых территориях всякой хозяйственной деятельности: выпаса, покоса, рубок разного пользования, применение палов и т. п., т. е. установление абсолютного заповедного режима (АЗР), считается обязательным для сохранения всего разнообразия растительного покрова.

В ходе дискуссии, развернувшейся при обсуждении этой проблемы на заседаниях секции ОРМ XII МБК, выяснилось, что: 1) причина исчезновения многих видов растений, помимо непосредственного антропогенного воздействия на растительный покров, — неправильный режим охраны, проистекающий из недостаточного знания ботаниками биологии и экологии отдельных видов растений: способов размножения, расселения, роли каждого вида в природных, полуестественных и культурных экосистемах и растительных сообществах и отсутствие соответствующего интереса к вопросам сохранения растительного покрова и флоры; 2) охрана отдельных видов растений должна быть неразрывно связана с охраной их биотопов и тех сообществ, в которых обитают охраняемые виды; 3) эффективность абсолютно заповедного режима вызывает ряд сомнений. «Накопилось много фактов, показывающих, что само по себе заповедание, даже выполняемое с должной строгостью, не обеспечивает ни процветания, ни сохранения в неизменном состоянии уникальных биогеоценозов», — писал Б. П. Колесников (1976 : 646).

Особенно много фактов, подтверждающих это высказывание, приводили в своих выступлениях и докладах зарубежные ученые: J. Čerovsky (ЧССР), A. Medwecka-Kornas (ПНР), H. Dieterich (ФРГ), L. W. Jeschke (ГДР), J. R. Stottlemyer (США) и др. (Колесников и др., 1977). Они подчеркивали, что АЗР оказывается неблагоприятным для многих и особенно для «длительно производных растительных сообществ» и экосистем, сформировавшихся очень давно, под влиянием примитивных антропогенных воздействий и выпаса, к которым можно отнести большинство растительных сообществ умеренного пояса Евразии.

В принятой на секции резолюции говорилось о необходимости создания: 1) международной сети эталонных участков коренных типов растительности с полностью заповедным режимом или с ограниченным антропогенным воздействием на них для сохранения коренных экосистем, предназначенных для службы мориторинга, и 2) сети участков с полуестественными (semi natural) экосистемами, в которых состояние их растительного покрова поддерживалось бы в нужном направлении при помощи тех воздействий, при которых сформировались эти сообщества.

Таким образом, на XII МБК четко была обоснована необходимость изучения и применения различных режимов охраны. Много внимания этому вопросу было уделено во время работы Первой Всесоюзной школы по охране флоры и растительности в г. Риге (Семенова-Тян-Шанская, Табака, 1978; «Растительный покров охраняемых территорий», 1978).

Сейчас можно считать установленным, что заповедное дело требует, как отмечал еще в 1968 г. на первом Всесоюзном совещании по охране ботанических объектов Е. М. Лавренко (1971), «серьезного научного обслуживания», включающего и выявление наилучших способов (режимов) охраны сообществ и отдельных видов растений. Об этом говорил на том же совещании и Я. Эйларт (1971), считающий, что необходимо разработать научные методы обоснованного использования растительного покрова и его охраны. К сожалению, этому вопросу даже в заповедниках уделяется очень мало внимания и в большинстве случаев в них не изучается ни биология, ни экология даже редких и реликтовых видов растений; слабо и недостаточно проводятся исследования по динамике растительного покрова с обязательным периодическим картографированием его для учета динамических смен; в большинстве случаев не составлены карточки ареалов отдельных редких и исчезающих видов растений на территории заповедника, на основании которых также можно было бы судить о динамике расширения или сокращения ареалов; не собираются другие материалы, перечисленные в «Программе-инструкции по организации охраны ботанических объектов» (Лавренко, Семенова-Тян-Шанская, 1969). В настоящее время лучше всего изучение различных режимов охраны растительных сообществ и отдельных видов растений проводится в небольших степных заповедниках европейской части СССР: Центрально-Черноземном им. В. В. Алехина (Игнатенко, Семенова-Тян-Шанская, 1979) и Украинском государственном степном заповеднике на его двух участках: Хомутовском и Михайловской целине. Сотрудники этих заповедников часто тревожатся из-за того, что местные органы пытаются использовать их территории под заготовку кормов. Часть площади постоянно выкашивается и умеренно выпасается, но под контролем заповедника. Абсолютно заповедные участки (без покоса и выпаса) занимают на их территориях сравнительно небольшие площади. Тем не менее именно благодаря наличию таких абсолютно заповедных участков, выделенных с самого начала организации заповедников, удалось проследить ряд изменений в растительном покрове при разных режимах использования: 1) выпас, 2) покос, 3) абсолютно заповедный режим и 4) временно некосимый, введенный в последнее время.

Изучение изменения травяного покрова при АЗР впервые начал в степях Херсонской губернии в конце прошлого века И. К. Пачоский (1908, 1917, 1921). Наблюдая в течение нескольких лет за состоянием растительности на нескашиваемых в течение ряда десятилетий участках, он пришел к выводу, что отсутствие векового хозяйственного использования степей, т. е. сенокоса и умеренного выпаса, приводит к резким изменениям степных травостоев. Нестравленные и нескошенные травы, отмирая, образуют огромное количество степного войлока, угнетающе действующего на развитие растений, в первую очередь на степные дерновинные злаки: типчак (*Festuca sulcata*), ковыли (*Stipa lessingiana*, *S. ucrainica*) и тырсу (*S. cappilata*). Эти растения начинают чувствовать угнетение и уступают место корневищным более мезофильным злакам: вейнику (*Calamagrostis epigeios*), костру безостому (*Zerna inermis*) и особенно пыреям. В результате происходит смена дерновинных ксерофильных злаков более мезофильными корневищными злаками. Наблюдения Пачоского в дальнейшем подтвердились работами других исследователей, изучавших заповедные степи и остепненные луга в различных районах. Результаты этих исследований были подытожены в работах (Семенова-Тян-Шанская, 1966, 1977), проводимых в луговых степях Центрально-Черноземного заповедника, показавших, что при накоплении на поверхности почвы при АЗР ветоши и подстилки меняются термический режим и режим увлажнения внутри заповедных травостоев и динамика всех почвенных процессов. В результате создаются благоприятные условия для развития вегетативноподвижных видов, таких как корневищные злаки и некоторые виды лугового разнотравья, а настоящие степняки, размножающиеся семенным путем, чувствуют угнетение, меняются их жизненность, возрастная структура их популяций, многие из них исчезают. Поэтому абсолютно заповедные травостои отличаются по флористическому составу, структуре, сезонному развитию от скашиваемых и умеренно выпасаемых травостоев, имеющих более степной облик. Одновременно выяснилось, что в разные по погодным условиям годы количественные соотношения между дерновинными и корневищными злаками меняются. Бывают годы, когда на заповедных участках доминируют ковыли перистый *Stipa pennata* и узколистный *S. stenophylla*, и годы, когда они совсем подавляются корневищными злаками, в основном кострами (*Zerna inermis*, *Z. riparia*) и вейником.

Сходные наблюдения над изменением растительного покрова абсолютно заповедных травостоев в последние годы были проведены коллективом Ботанического института им. Н. Г. Холодного АН УССР на различных участках Украинского государственного степного заповедника, характеризующих зональные типы степей (Быстрицкая, Осычнюк, 1975; «Почвенно-биологические исследования в Приазовье», 1976). Сопоставляя результаты своих наблюдений с имеющимися ранее описаниями и картографическими данными, характеризующими растительный покров этих участков до организации заповедников, украинские ботаники выявили несколько вариантов динамических сукцессий после установления АЗР. В ходе этих сукцессий также наблюдается смена дерновинных злаков (типчака и ковылей) более мезофильными корневищными злаками (пырей ползучий, костер безостый, вейник наземный). И в конце концов полидоминантные степные фитоценозы сменяются монодоминантными группировками из корневищных злаков. В дальнейшем эти группировки также начинают изреживаться, и возможно, что на образовавшихся плешинах снова появятся дерновинные злаки. По мнению украинских коллег, работающих в разнотравно-типчаково-ковыльных степях заповедника «Хомутовская степь», эти смены в растительном покрове обусловлены, помимо изменений условий существования под воздействием различных режимов использования, еще и конкурентными взаимоотношениями основных доминантов — дерновинных ксерофильных и корневищных мезофильных злаков. Такие смены, видимо, были характерны для доагрикультурных степей в далеком прошлом, и можно предполагать, что травостои их были более мезофильными, чем теперь.

Формирование современного растительного покрова степей, по мнению большинства исследователей, проходило, как указывал еще в 1941 г. Е. М. Лавренко, под влиянием не только засушливых условий существования, но и выпаса травоядных животных и огня. Н. Ф. Комаров (1951) прибавляет к этим факторам еще сенокошение. По мнению зоологов (Кучерук, 1963; Абатуров, 1975; Формозов, 1976), именно пастьба скота, т. е. умеренное вытаптывание и стравливание животными массы травостоя, является необходимым условием для нормального существования степной растительности, иначе накопление отмерших остатков будет затруднять существование самих растений.

Степные экосистемы отличаются особенно большой сбалансированностью автотрофных и гетеротрофных блоков, и нарушение этих связей ведет за собой катастрофические изменения всей экосистемы. АЗР так же, как чрезмерный выпас, нарушает эти связи и является таким же неестественным, поэтому травостои с АЗР нельзя рассматривать как аналоги доагрикультурных степей и нельзя их считать эталонами зональных типов степной растительности (Семенова-Тян-Шанская, 1978). Это подтверждается также исследованиями, проводимыми в последние годы Институтом географии АН СССР в целинных степях Деркульского государственного конного завода (Злотин и др., 1979). По этим данным в абсолютно заповедных степях коренным образом меняется животное население. Заповедные участки покидают сурки, суслики, степные пеструшки; на них перестают гнездиться степные жаворонки, редкими становятся полевые жаворонки и полевые коньки, зато возрастает обилие слепыша и обыкновенной полевки. В подземной и надземной частях их травостоев увеличивается обилие более мезофильных и гигрофильных форм беспозвоночных. Об этом раньше писал М. С. Гиляров (1956), работавший в Деркульских степях в 1950—1951 гг. Это же отмечает и О. С. Гребенщиков (1979) в статье, посвященной регулированию развития травяных экосистем в заповедных условиях. Он считает, что АЗР не способствует сохранению первобытного состояния степной растительности и что применение его не приводит к положительным результатам. Покос, по его мнению, не может заменить воздействие диких копытных животных на степные травостои и его нельзя считать необходимым фактором существования степной растительности, так как за все историческое время он применялся не везде. Поэтому лучше всего в заповедниках имитировать выпас диких животных. Для этого можно использовать лошадей, потому что они расходятся по степи в одиночку и равномерно стравливают травяной покров. Опыт конных заводов позволяет подобрать пастбищные нагрузки, близкие к нагрузкам при пастьбе диких животных. Кроме того, он советует применять пастьбу прогоном смешанного стада диких и домашних животных, как это проводилось в конце 60-х годов в Аскания-Нова. Эти мысли перекликаются с содержанием выступления на XII МБК L. W. Jeschke, считающего, что для сохранения луговых и степных сообществ в Средней Европе лучше всего применять регулируемый выпас диких животных и примитивных рас крупного рогатого скота (Колесников и др., 1977). Соглашаясь с мнением О. С. Гребенщикова об оценке влияния АЗР, следует отметить, что он не совсем прав относительно воздействия покоса на степные травостои. Несмотря на то что покос является по отношению к выпасу более молодым фактором, он начал применяться в степях и в лесостепи европейской части СССР еще до нашей эры в эпоху раннего железа. Сохранившиеся степные травостои, которые застали ботаники на уцелевших целинных участках степей на Русской равнине в конце XIX в., сложились под влиянием сенокоса и выпаса. Описания этих степей считаются классическими и эталонными для разных зональных типов (Лавренко, 1940, 1956). Они вошли во все учебники и сводки, поэтому эти травостои необходимо сохранить в заповедниках во всем их видовом многообразии, с красочной сменой аспектов, характерной только для сенокосных вариантов. Одновременно нужно попробовать применять в заповедниках различные способы выпаса, предлагаемые Гребенщиковым (1979), и сохранять абсолютно заповедные участки, на которых следует продолжать наблюдения за динамикой изменения их травостоев и флористического состава. Только наблюдения за поведением отдельных растений при разных режимах помогут уточнить и выяснить, какие же мероприятия необходимы для сохранения и отдельных видов, и растительных сообществ. Все эти работы следует считать плановыми работами заповедников и рассматривать как научное обслуживание последних.

Можно отметить, что все травяные типы растительности чутко реагируют на изменение режимов их использования и, следовательно, охраны. При прекращении сенокошения настоящие (суходольные) луга в лесной зоне, как известно из работ А. П. Шенникова (1938, 1941, 1964) и его учеников («Продуктивность луговых сообществ», 1978), также начинают изменяться по причине накопления отмерших надземных частей растений, а затем зарастают лесом. Недаром Шенников считал покос «одним из самых влиятельных факторов луга» (1938 : 476), без которого луга не могут существовать. Следовательно, существование лугов в заповедниках, заказниках и национальных парках также надо поддерживать при помощи сенокошения.

Без сенокошения, например, не могут существовать альвары и лесолуга, характерные для юга Скандинавии и западных районов ЭССР (Лаасимер, 1964, 1978). Богатые по своему видовому составу, они являются местообитанием многих редких и исчезающих видов растений, но при отсутствии выпаса и сенокошения постепенно изменяются и зарастают лесом, при этом многие редкие растения погибают. Формирование и существование их, как показали исследования Л. Р. Лаасимер и Х. А. Ребассоо (1971), связаны с умеренным выпасом овец, лошадей и покосом. Поэтому для сохранения альваров на островах Сааремаа и Хийумаа эстонские ученые рекомендуют в заповедниках и заказниках применение старых режимов их использования, включающих умеренный выпас овец и лошадей и сенокос ручными косами или конными косилками. Применение этих приемов необходимо для сохранения сбалансированности альварных экосистем во всем их видовом многообразии.

Сходные и, пожалуй, даже еще более обостренные взаимоотношения между растительным покровом и травоядными копытными животными характерны и для песчаных пустынь (Мирошниченко, 1975, 1978; Нечаева, 1980). При АЗР в Каракумах в саксауловых пустынях, используемых ранее как пастбища, разрастается пустынный мох *Tortula desertorum*, образующий плотную дернину и поглощающий большое количество влаги. Это приводит к угнетению и гибели илака *Carex physodes* и белого саксаула *Haloxylon persicum*. Отсутствие выпаса овец в пустынях, так же как и чрезмерная пастьба, губительно действуют на растительный покров белосаксаульников, и при этом нарушается сбалансированность экосистем. Только слабый или средний (оптимальный) выпас, имитирующий воздействие диких травоядных животных, не оказывает вредного влияния на продуктивность и возобновление белосаксаульников. Исследования зоологов (Абатуров, 1975, 1979) показывают, что дикие копытные никогда не нарушали степных и пустынных травостоев до состояния сбоя. Благодаря постоянному передвижению животные очень чутко реагируют на уменьшение запасов кормов и перекочевывают в другие районы еще задолго до полной деградации растительного покрова. Также регулировались запасы кормов, т. е. целостность растительного покрова, и скотоводами-кочевниками при отгонном животноводстве (Смирнов, 1975). Перевыпас, доводящий травостои до состояния сбоя, появился лишь при оседлом скотоводстве и особенно при современном животноводстве. Таким образом, и в пустынях вопросы охраны растительного покрова стоят так же остро, как в степях и на лугах.

Сложнее дело обстоит с лесами. В лесных экосистемах роль гетеротрофов, которую выполняли дикие копытные животные, была, видимо, иной. Человек и хищные животные давно регулировали численность копытных, поэтому их отрицательное влияние на растительность, т. е. на автотрофный блок экосистемы, не проявлялось до последнего времени. Однако сейчас заповедники окружены окультуренными ландшафтами, в которых сохранилось очень мало участков, где могут обитать копытные животные, и естественно, что они стремятся найти убежище, а главное кормовую базу в охраняемых лесах. Уничтожение хищников и запрет на отстрел копытных способствуют резкому увеличению численности последних в лесах заповедников и нарушению сбалансированности лесных экосистем. Слишком большая концентрация лосей, косуль, оленей в небольших по площади лесных массивах приводит к истощению их кормовой базы. В таких заповедниках, как Центрально-Черноземный, Воронежский, Хоперский, в Крымском заповедно-охотничьем хозяйстве, а также в Беловежской Пуще, копытные уничтожают почти весь подлесок и подрост лиственных, особенно широколиственных древесных пород, и сосны (Толкач, 1975). В результате дубовые, сосновые и мелколиственные леса, например в Беловежской Пуще, сменяются ельниками, так как ель оказывается единственной непоедаемой лосями и оленями древесной породой. Кабаны, разрывая почву в лесах, поедают и уничтожают подземные органы таких редких растений, как *Lilium martagon* и некоторых орхидных (устное сообщение сотрудницы Центрально-Черноземного заповедника О. С. Игнатенко), нарушают верхний почвенный горизонт. На таких нарушенных местах начинаются дигрессия и изменение травяного покрова, лесные виды исчезают и на их месте появляются сорные растения (Смирнова, Голенкова, 1975). Следовательно, для сохранения лесов и лесных редких растений в заповедниках также необходимо пересмотреть режим их охраны и ввести обязательный контролируемый отстрел копытных, рассматривая его как один из научно обоснованных методов.

О том, что в заповедниках для охраны их растительного покрова следует применять даже пал, говорили на XII МБК американские коллеги. В национальных парках США огонь применяется для сохранения лесов из секвой, псевдотсуг, сахарной и других видов сосен. При АЗР в лесах из этих пород накапливается такое большое количество подстилки, что семенное возобновление лесов становится невозможным. Огонь является одним из необходимых воздействий для осуществления и возобновления этих древесных пород и тем самым для существования образуемых ими лесов, и поэтому его применяют в резерватах США и Канады. В резерватах Англии сохранение верещатников, по данным C. H. Gimingham (1972, цит. по: Т. А. Работнов, 1975), поддерживается при помощи регулярных палов, которые, так же как периодические палы в национальных парках и резерватах Северной Америки, следует рассматривать как научно обоснованный метод.

Из вышесказанного ясно, что необходимо исследовать вопрос о том, как следует охранять растительный покров и все экосистемы в заповедниках и на других охраняемых территориях, так как АЗР оказывается далеко не идеальным режимом их сохранения. В каждом конкретном случае решение вопросов о способах охраны должно быть различным. Но для этого необходимо думать над этими проблемами и изучать реакцию экосистем, растительных сообществ и отдельных видов растений на способы (режимы) их охраны. Лучше всего такие исследования проводить в заповедниках и рассматривать их как работы по научному обслуживанию в целях охраны. Иначе вряд ли удастся сохранить даже на охраняемых территориях все разнообразие их растительного покрова и его видового состава и будет трудно давать рекомендации по охране отдельных видов растений и растительных сообществ, включенных в разные справочники типа «Красных книг».

ЛИТЕРАТУРА

Абатуров Б. Д. (1975). О механизме естественной регуляции взаимоотношений растительноядных млекопитающих и растительности. Зоол. ж., 54, 5. — Абатуров Б. Д. (1979). Биопродукционный процесс в наземных экосистемах (на примере экосистем пастбищных типов). М., Наука. — Быстрицкая Т. Л., Осычнюк В. В. (1975). Почвы и первичная биологическая продуктивность степей. М., Наука. — Гиляров М. С. (1956). Почвенная фауна лесных насаждений и открытых степных пространств бассейна р. Деркул. Тр. Инст. леса АН СССР, 30. — Гребенщиков О. С. (1979). Регулирование развития травяных экосистем в заповедных условиях. В кн.: Опыт работ и задачи заповедников СССР. М., Наука. — Игнатенко О. С., Семенова-Тян-Шанская А. М. (1979). Охрана редких видов флоры Центрально-Черноземного заповедника. Бот. ж., 64, 12. — Злотин Р. И., Ходашова К. С., Казанская Н. С., Грузнова И. В., Снегирева Е. В. (1979). Антропогенные изменения экосистем настоящих степей. Изв. АН СССР, сер. геогр., 5. — Колесников Б. П. (1976). Проблемы охраны растительного мира. Ж. общ. биол., 37, 5. — Колесников Б. П., Семенова-Тян-Шанская А. М., Дыренков С. А. (1977). Охрана растительного мира на XII Международном ботаническом конгрессе. Бот. ж., 62, 12. — Комаров Н. Ф. (1951). Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. Зап. ВГО, нов. сер., 13. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., Наука. — Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. (1978). М., Сельхозгиз. — Кучерук В. В. (1963). Воздействие травоядных млекопитающих на продуктивность степи и их значение в образовании органической части степных почв. В кн.: Биология, биогеография и систематика млекопитающих СССР. М., Изд. АН СССР. — Лаасимер Л. Р. (1964). Альвары острова Сааремаа. В кн.: Изучение растительности острова Сааремаа. Тарту. — Лаасимер Л. Р. (1978). О режимах охраны и восстановления природных растительных сообществ. В кн.: Растительный мир охраняемых территорий. Рига, Зинатне. — Лаасимер Л. Р., Ребассоо Х. А. (1971). О научных основах организации охраны редких растений и растительных сообществ Эстонской ССР. В кн.: Охрана ботанических объектов. Л., Наука. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, 2. М.; Л. Изд. АН СССР. — Лавренко Е. М. (1941). О взаимоотношениях между растениями и средой в степных фитоценозах. Почвоведение, 3. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР (Пояснительный текст к геобот. карте СССР М. 1: 4 000 000), 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Лавренко Е. М. (1971). Об охране ботанических объектов в СССР. В кн.: Охрана ботанических объектов. Л., Наука. — Лавренко Е. М., Семенова-Тян-Шанская А. М. (1969). Программа-инструкция по организации охраны ботанических объектов. Бот. ж., 54, 8. — Малышев Л. И., Пешкова Г. А. (1979). Нуждающиеся в охране редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск, Наука. — Мирошниченко Ю. М. (1975). Изменение структуры саксаульников под влиянием выпаса и зарастания мхом в Восточных Кара-Кумах. Проблемы освоения пустынь, 5. — Мирошниченко Ю. М. (1978). Причины ухудшения состояния пастбищ в Каракумах. Раст. ресурсы, 14, 4. — Нечаева Н. Т. (1980). Реакция пастбищной растительности на выпас скота в пустынях Средней Азии. В кн.: Фитофаги в растительных сообществах. М., Наука. — Пачоский И. К. (1908). Причерноморские степи. Ботанико-географический очерк. Отд. оттиск. Зап. Общ. с. х. южной России. Одесса. — Пачоский И. К. (1917). Описание растительности Херсонской губ. II. Степи. Херсон. — Пачоский И. К. (1921). Основы фитосоциологии. Херсон. — Почвенно-биологические исследования в Приазовье, 2. (1976). — Продуктивность луговых сообществ. (1978). Л., Наука. — Работнов Т. А. (1975). (*Рец.*) К. Х. Гимнигэм. Экология верещатников. Лондон, 1972. Бюл. МОИП, 80, отд. биол., 6. — Растительный покров охраняемых территорий. (1978). Рига. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1966). Динамика степной растительности. Л., Наука. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1977). Накопление и роль подстилки в травяных сообществах. Л., Наука. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1978). Режим охраны травяных сообществ и отдельных видов растений. Ж. общ. биол., 39, 1. — Семенова-Тян-Шанская А. М., Табака Л. В. (1978). Первая Всесоюзная научная школа по охране флоры и растительности. Бот. ж., 63, 9. — Смирнов Н. Г. (1975). Исторический процесс изменения роли диких и домашних животных в функционировании лесостепных сообществ Зауралья и Приишимья. В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М., Наука. — Смирнова О. В., Голенкова П. В. (1975). Зоогенные изменения в травяном покрове Воронежского государственного заповедника под влиянием роющей деятельности кабанов. В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М., Наука. — Толкач В. Н. (1975). Изменения естественных фитоценозов под влиянием копытных в Беловежской Пуще. В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М., Наука. — Формозов А. Н. (1976). Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. Раздел: Адаптивные черты поведения млекопитающих степной зоны Евразии. М., Наука. — Чопик В. И. (1978). Редкие и исчезающие растения Украины. Киев, Наукова думка. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР, 1. Л.; М., Изд. АН СССР. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. Л., Изд. ЛГУ. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. Л., Изд. ЛГУ. — Эйларт Я. Х. (1971). Принципы охраны ботанических объектов в Прибалтике. В кн.: Охрана ботанических объектов. Л., Наука.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 II 1980.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 634.055 : 582.47

Е. С. Чавчавадзе. Древесина хвойных. 1979. — Л., Наука. Ц. 3 р. Т. 1100

P. B. RASKATOV. *E. S. CHAVCHAVADZE.* THE WOOD OF CONIFERS. 1979

В 1979 г. в издательстве «Наука» увидела свет монография Е. С. Чавчавадзе «Древесина хвойных».

Уже первые публикации автора, относящиеся к 60-м годам, и последующие работы начала 70-х годов обратили на себя внимание специалистов-анатомов широтой охвата материала, тщательностью его обработки, а главное — приверженностью одной теме исследования — филогенетическое и онтогенетическое развитие анатомических элементов древесины довольно обширного и весьма интересного в смысле филогении подкласса хвойных *Pinidae.*

В монографию, естественно, вошли все результаты опубликованных и ранее не публиковавшихся исследований автора. Объем этих исследований очень велик. Достаточно сказать, что Чавчавадзе изучила древесину 370 видов хвойных, чему способствовало использование ею богатейшей ксилотеки Музея Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и коллекций препаратов и образцов древесины других научных и учебных заведений СССР, а также ряда зарубежных стран. Благодаря использованию различных источников для получения материала представленность различных таксонов исследованного подкласса была очень высокой: по числу видов — 72, по числу родов — 95%, семейства подклассов были изучены все. Помимо собственных данных, которые составляют основную часть монографии, автор широко использует материал других исследователей, о чем свидетельствуют ссылки на литературные источники, а также список литературы, включающей 433 названия. Только палеонтологический материал, поскольку автор непосредственно в этой области не работал, изложен полностью по публикациям других исследователей. Автор с большой тщательностью рассматривает детали структуры элементов древесины; к этому обязывали, по словам автора, особенности объекта: «диагностическая и эволюционная интерпретация данных по ксилотомии *Pinidae* представляет некоторые трудности, диктуя необходимость уделять внимание таким незначительным, на первый взгляд, особенностям, которые в других разделах сравнительной анатомии древесины не используются» (с. 137). Можно, уточняя, сказать, что трудности, о которых говорит автор, не просто «некоторые», а достаточно серьезные, и к чести автора были успешно преодолены.

Что же составило основное содержание рецензируемой монографии? На этот вопрос легче всего ответить, обратившись к Оглавлению книги; здесь среди других главное место занимают 4 главы: «Диагностические признаки зрелой древесины», «Онтогенез древесины», «Изменение признаков в процессе филогенеза», «Опыт таксономии хвойных по признакам строения древесины». Если поставить вопрос несколько иначе: что является наиболее характерным в исследованиях, то, очевидно, в качестве самой существенной особенности нужно будет назвать идею единства онтогенетического и филогенетического развития, которая присуща работе автора. Историческое развитие становится материально ощутимым в первую очередь через развитие индивидуальное. Сколько бы уточнений и ограничений не вносили в классическую формулировку закона Мюллера—Геккеля, его суть и на сегодня остается верна, что обеспечивает достаточно прочный фундамент для суждений о путях эволюционного процесса на основе анатомических методов. Древесина, как известно, благодарный объект для исследований подобного рода.

Насколько велико для автора значение онтогенетического возраста изучаемого образца древесины, читатель видит из того, что в отличие от других исследователей, Чавчавадзе даже в заголовок одной из глав выносит указание — речь в главе пойдет о диагностических признаках зрелой (разрядка моя, — *П. Р.*) древесины. В необходимости такого уточнения автора убеждают результаты анализа бесчисленного множества препаратов, изготовленных из образцов древесины разного возраста, которые изложены в очень интересной главе «Онтогенез древесины». В этой же главе также отражены особенности структуры различных элементов древесины — трахеид, сердцевинных лучей, тяжевой паренхимы, смоляных вместилищ и ходов и др. Каждый из названных элементов древесины у конкретных таксонов в пределах подкласса выражен в той или иной степени своеобразно. Чавчавадзе выделяет большое число деталей структуры, встречающихся у различных клеток или тканевых образований. Так, например, сердцевинные лучи различаются, согласно данным автора, по общему типу сложения (выделяются 12 форм лучей), по характеру пор на полях перекреста (по типу пор — 6 вариантов, по их распределению — 4 варианта), ряд вариантов выделяется по строению стенок клеток луча, и т. д. Аналогично разработаны диагностические признаки и соответствующие классификации других элементов древесины (например, классификация смоляных вместилищ и ходов, согласно которой выделены 6 вариантов этих образований). Особо следует отметить, что все виды структур, о которых идет речь в тексте, обязательно изображены на специальных рисунках, качество которых очень высокое. Наряду со штриховыми рисунками, сделанными, очевидно, на основе микрофотографий, в монографии приведено большое число схематических рисунков (например, рис. 15—19), которые свободны от лишних деталей и позволяют легко составить отчетливое представление о сути изображаемого объекта — в этом их достоинство.

Несмотря на то что рецензируемая работа отнюдь не относится к числу научно-популярных книг или учебных пособий, автор прав, уделяя большое внимание иллюстрациям (всего их в книге 74, но отметим, что многие из этих иллюстраций включают под одним порядковым номером по 10—12 рисунков). Отбирая иллюстрации, автор, очевидно, помнил о том, что наиболее полезно хотя бы «один раз увидеть».

Тот факт, что строение древесины, в частности размеры и характер размещения ее элементов, находится в зависимости от возраста камбия, известен достаточно давно. На примере многих видов *Pinidae*, относящихся к самым различным семействам этого подкласса, автор не только подтверждает вышеуказанное правило, но и значительно его детализирует и углубляет. Чавчавадзе впервые называет ряд структур, отсутствующих не только в первичной ксилеме, но и в ранних годичных слоях вторичной древесины. Таковы, например, у некоторых *Pinaceae* вертикальные смоляные ходы, появляющиеся лишь на 5—6-м году жизни растений, и смена многопоровости на полях перекреста малопоровостью (со всем разнообразием путей возникновения этого явления, включая и противоположный ход развития); повышение слойности лучей, установленное у видов, относящихся к разным семействам, и т. д. Кстати, последнее очень наглядно иллюстрировано графиками, число которых, учитывая их однотипность, пожалуй даже несколько завышено.

Очень важно, что автор значительно расширил наши представления о путях становления дефинитивной структуры древесины хвойных, показав особенности этих путей у различных представителей хвойных. Итогом работы автора по этому разделу явилось построение морфологических рядов, отражающих последовательность появления признаков. Эти ряды построены по схеме «от простого к более сложному» и даны, например, в такой форме:

«5. Слойность лучей:

низкие (1—3-слойные) — средней высоты (8—15) — высокие (16—30) — очень высокие (более 30 слоев)» (с. 99).

Подобных рядов автором построено 12. Автор указывает, что «темпы становления различных признаков неодинаковы» и отмечает, что признаки «часто представлены неполными рядами» (с. 100).

Несомненно, что морфологические ряды, построенные Чавчавадзе, будут использованы исследователями, занимающимися изучением вопросов становления дефинитивной древесины.

По содержанию главы «Онтогенез древесины» мы считали бы целесообразным сделать одно небольшое замечание. Заголовок единственного подраздела главы сформулирован так: «Структурные изменения в древесине с возрастом» (с. 72). Именно под этим заголовком излагается материал, о котором мы только что говорили, т. е. о том, как первоначальная структура, характерная для первых годичных колец древесины, сменяется другой, присущей последующим кольцам. Едва ли удачно эти изменения называть изменениями, происходящими в древесине с возрастом. Дело в том, что так именуют структурно-физиологические преобразования, которые приводят к возникновению спелой и ядровой древесины. Эти преобразования действительно носят возрастной характер, те же, о которых ведет речь автор, хотя и наступают с течением времени, но не затрагивают древесины, образовавшейся ранее, а отражают возрастные изменения в меристеме (в камбии). Неточное употребление понятия может привести читателя к ошибочным представлениям. На с. 91 автор пишет: «Стенки эпителиальных клеток, выстилающих смоляные каналы сосны, с возрастом становятся тоньше». Очевидно, имеется в виду, что в последующих годичных кольцах стенки выстилающих клеток тоньше, чем в предыдущих, но вряд ли можно говорить, что они становятся тоньше с возрастом (т. е. со временем утоньшаются).

В главе «Изменение признаков в процессе филогенеза» элементы древесины рассматриваются в их историческом развитии — возникновении, преобразовании, становлении. В большей мере, чем в предыдущей главе, исходным пунктом служит положение семейства (или порядка) в современной системе *Pinidae*.

Одной из примечательных особенностей рассматриваемой главы является то, что эволюция структур тесно увязывается с их функциями. И это делается не только при рассмотрении клеточных элементов или их комплексов, но также и при описании их деталей, например пор, утолщений оболочек, характера сообщаемости клеток друг с другом и т. д. Функциональная оценка тех или иных приобретений в ходе структурной эволюции — один из наиболее интересных аспектов рассматриваемой автором проблемы. Естественно, что именно здесь наиболее часты обращения к палеонтологическому материалу.

Итогом главы является построение очень выразительных графических схем эволюции различных анатомических структур древесины хвойных — эволюция типов поровости полей перекреста (рис. 56), типов тяжевой паренхимы (рис. 59), смоловместилищ и смоляных ходов (рис. 60).

Принципиально важным следует признать раздел главы «Критерии примитивности признаков древесины». Если предыдущую главу автор закончил изложением морфологических рядов признаков, развивающихся в онтогенезе, то здесь аналогичные сведения рассмотрены и сформулированы в филогенетическом аспекте. Наверное, наибольший интерес представляет вопрос: в какой мере выводы в этих случаях совпадают? Однозначного ответа, очевидно, дать нельзя. У одних признаков — и таких признаков немало — в онтогенезе мы видим достаточно полное отражение филогенеза, у других эта связь прослеживается труднее. В частности, смена типов тяжевой паренхимы, сердцевинных лучей (во многих их характеристиках), длина и форма окончаний трахеид изменяются в онтогенезе и филогенезе идентично и «повторение» филогенеза в онтогенезе прослеживается полно и убедительно. Однако эта проблема продолжает оставаться не окончательно решенной прежде всего потому, что, как справедливо указывает Чавчавадзе, «многочисленные изменения в древесине хвойных происходили многими путями на разных стадиях развития» (с. 136).

У нас возникли два замечания по содержанию предпоследней главы. Во-первых, по нашему мнению, весь материал, относящийся к вопросу об эволюции древесины как структурно-функционального комплекса, более уместно изложить в предыдущей главе, хотя известные основания к такому обособлению материала у автора, очевидно, были; во-вторых, мы считаем, что характеристики древесины в экологическом аспекте изложены довольно бегло и даже литературные источники использованы недостаточно полно. Очевидно, экология древесины не входила в число вопросов, детально исследованных автором, и на фоне других разделов монографии этот раздел выглядит освещенным наименее удачно.

Заключительной частью монографии является глава «Опыт таксономии хвойных по признакам строения древесины». Автор отмечает, что попытка дать характеристику семейств подкласса *Pinidae* сопряжена с большими трудностями, характеристика «большей частью оказывается настолько расплывчатой, что не может быть положена в основу определителей по признакам строения ксилемы» (с. 143). Иначе обстоит с характеристикой рода. Автор приводит оригинальные ксилотомические характеристики 27 родов подкласса хвойных. В них даны сведения о всех структурах, включая их детали, исчерпывающе полно отражающие особенности анатомии каждого рода. Если та или иная структура или, например, ее размеры свойственны не всему роду, а лишь отдельным видам, то делаются необходимые оговорки (в скобках даны латинские названия этих видов). Приведенные характеристики дают представление о поистине колоссальной работе автора по изучению внутренней структуры древесины хвойных.

Закрыв последнюю страницу монографии Чавчавадзе «Древесина хвойных», читатель, если он специалист в области анатомии растений, древесиноведения, систематики или эволюционной теории, испытает чувство большого удовлетворения. Книга Е. С. Чавчавадзе займет достойное место в личных библиотеках ученых, а став частью фонда научной библиотеки, постоянно будет «на руках». Ее тираж, к сожалению, всего 1100 экземпляров, и спустя самый непродолжительный отрезок времени книга станет большой редкостью. Однако жизнь книги будет продолжаться, залог тому — ее высокий научный уровень.

П. Б. Раскатов.

Воронежский лесотехнический институт. Получено 3 VI 1980.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

Robert Neuhausl. Hochmoore am Teich Velké Dářko. Vegetace ČSSR, A9. Praha, Academia, 1975. 271 стр. (**Р. Нейгейзл.** Верховые болота у озера Вельке Даржко). 1975

M. S. BOCH, S. M. STOIKO. *R. NEUHÄUSL.*
HOCHMOORE AM TEICH VELKÉ DÁŘKO. 1975

В серии работ «Растительность ЧССР» опубликована монография Р. Нейгейзля, посвященная фитоценологическому и синэкологическому исследованию трех верховых болот в окрестности пос. Радотин в районе

Ждяр на р. Сазаве (центр Чешско-Моравской возвышенности). По болотному районированию Н. Я. Каца (1971), этот район относится к провинции окраинных гор Чехословакии, где преобладают выпуклые верховые болота, а степень заболоченности — 1%.

Помимо вопросов регионального характера, в книге решается ряд интересных фитоценологических и синэкологических проблем, важных для болотоведов-экологов, в частности охарактеризованы структурно-функциональные особенности сообществ верховых болот, объяснены причины формирования определенных растительных группировок в зависимости от среды обитания и антропогенного влияния, изложены результаты изучения гидрологических функций и индикаторной роли болотных группировок. Книга состоит из «Введения» (по нумерации автора — это первая глава), четырех глав, обширных резюме (на чешском и английском языках), списка литературы (143 названия, из них 5 работ советских ученых). В конце работы приведен регистр описанных автором растительных сообществ и упомянутых видов растений.

Во второй главе кратко изложена методика исследований, в третьей — приведены топографическая и физиографическая характеристики трех болотных угодий. Самое большое болото Падртин (145.5 га) расположено на высоте 650 м над ур. м., максимальная мощность торфа — 8.6 м, запас торфа — 6.2 млн. м^3. Здесь имеется старая система осушения, но естественная растительность в основном сохранилась. Болото Борки (107.4 га) находится на высоте 625 м. Максимальная мощность торфа — 5.7 м, запас торфа — 2.2 млн. м^3. За исключением центральной зоны это болото в большей своей части высохшее. Болото Остров расположено на высоте 620 м и занимает незначительную площадь — 25.2 га. Максимальная мощность торфа 3.3 м, его запас — 0.339 млн. м^3. Болото полностью высохшее, окружено еловыми и сосновыми лесами и неспособно к самовосстановлению.

Центральной в работе является четвертая глава. Она содержит несколько разделов, посвященных фитоценотической, синэкологической и синдинамической характеристикам, зонированию растительного покрова и формированию растительных комплексов, хозяйственной оценке, функциональной роли растительного покрова и индикационному значению болотной растительности.

В первом разделе этой главы автором описаны следующие растительные группировки:

1. Прибрежно-водные (класс *Phragmitetea* Tx. et Preising 1942), представлены только фрагментарно, на южной окраине болота Борки.

2. Сообщества лугов и пастбищ (Caricetum fuscae Br.-Bl. 1915; Caricetum dioicae Klika et Šmarda 1944; Carici—Festucetum rubrae Neuhäusl 1972 prov., Trifolio-Festucetum rubrae Oberdorfer 1957; Nardo-Festucetum capillatae Klica et Šmarda 1944).

3. Вторичные сообщества как стадии развития на верховых болотах (стадии Sphagnum cuspidatum, S. recurvum, Eriophorum angustifolium, Carex rostrata, C. lasiocarpa, стадия Eriophorum vaginatum — S. recurvum) возникли в результате вторичного зарастания или деградации после осушения и вырубки.

Установлено, что все стадии вторичных сукцессий имеют четко выраженный локальный характер, зависящий от флористического состава, общей структуры и функций группировок верхового болота, поэтому приведенное в работе сравнение с аналогичными стадиями в других регионах имеет лишь информативный характер.

4. Первичные естественные сообщества верховых болот (Sphagnetum magellanici Malcuit 1929, Schwickerath 1933; Pino-rotundatae—Sphagnetum Kastner et Flössner 1933 (corr. Neuhäusl, 1969); Vaccinio uliginosi—Pinetum Kleist 1929 em. Matuszkiewicz 1962). Еловые болотные сообщества (Calamagrostidi villosae—Piceetum F. K. Hartmann 1953) и вто-

ричные еловые культуры (типы леса с *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa* или без травяного яруса).

В следующем разделе этой главы дана синэкологическая характеристика растительности. Автор изучал микроклиматические и почвенные условия, световой режим, а также особенности грунтовых вод в отмеченных сообществах, процессы испарения и биологические факторы, влияющие на взаимоотношения между растениями.

На основании стационарного исследования температурного режима верховых болот показаны его особенности в разных сообществах. Общие закономерности микроклимата болот такие: 1) температура поверхности почвы верховых болот всегда выше температуры воздуха и выше температуры поверхности неболотных почв. Температурный режим приземных слоев воздуха лесного верхового болота близок таковому у луговых сообществ и существенно отличается от температурного режима лесных фитоценозов. Охлаждается поверхность болот очень сильно и быстро; 2) температурный режим воздуха верховых болот по сравнению с сообществами лугов и лесов характеризуется большой экстремальностью и широкой амплитудой дневных температур. Наиболее низкие температуры свойственны заболоченным ельникам; 3) более глубокие слои почвы нагреваются очень медленно; в течение всего вегетационного периода их температура более низкая, чем почв открытых и освещенных экотопов с минеральным субстратом.

Исследования процессов испарения обобщены в следующих выводах:

1) испарение на освещенных безлесных верховых болотах в течение сухих и теплых летних дней очень высокое, однако оно не достигает показателей испарения субксерофильных лугов южных склонов; 2) испарение на облесенных верховых болотах более низкое и соответствует испарению в сильно разомкнутых лесных сообществах; 3) испарение с поверхности почвы в нелесных сообществах снижается в результате высокой транспирации травяного яруса; 4) на лесных эвтрофных болотах (с елью) испарение очень низкое, оно происходит и в ночное время и зависит от сомкнутости древостоя; 5) в ночное время испарение на торфяниках исключительно низкое или вообще отсутствует; 6) в дни с сильной облачностью и в прохладные летние дни испарение в сообществах верховых болот такое же или более низкое, чем на торфяных лугах по окраинам болот или на пастбищах на осушенных торфяниках.

Исследование светового режима изученных сообществ показало, что освещенность болот, кроме низинных лесных, довольно высокая.

Автор детально исследовал процессы почвообразования, физические и химические свойства и водный режим почв в различных растительных группировках. Выяснено, что для олиготрофных почв характерны сообщества Sphagnetum magellanici, Pino-rotundatae—Sphagnetum, Vaccinio uliginosi—Pinetum и ельники с черникой искусственного происхождения. К мезотрофным торфяникам приурочены сосново-березовые и травянистые группировки (Nardo-Festucetum capillatae, Caricetum fuscae). Евтрофные болотные почвы характерны для ассоциации Carici—Festucetum rubrae и прежде всего для субассоциации с *Poa pratensis*. В пределах этой категории трофности для формирования отдельных растительных сообществ решающими являются и другие факторы, и прежде всего — водный режим.

Интересные выводы получены в результате исследования взаимодействия между растениями, их конкурентной способности и синдинамических тенденций растительных группировок.

Растительность изученных болот представляет собой синдинамически сложное образование. Первичная естественная сукцессия протекает в четырех типах среды: 1) в олигомезотрофных условиях, образовавшихся под влиянием олиготрофных материнских пород; 2) мезотрофных условиях, возникших на контакте с евтрофными материнскими породами; 3) в евтрофных условиях, образовавшихся при контакте с евтрофными породами и под влиянием воды, притекающей из них; 4) в зоне лагга (т. е. окраинной евтрофной ложбины стока).

Прогрессирующая антропогенная сукцессия проявляется в трех основных направлениях: 1) смена сосновых сфагновых сообществ сосновыми голубичными (при искусственном понижении уровня грунтовых вод); 2) смена березовых сообществ сосновыми голубичными (при радикальных быстрых изменениях водного режима); 3) смена березовых сообществ ельниками.

На основании исследования фитоценотических, эдафических, сингенетических и пространственных взаимоотношений между растительными сообществами верховых болот предложена схема их естественного разделения на 5 зон. Начиная от края болота, эти зоны следующие: контактная зона (при контакте с растительностью на минеральном субстрате); зона лагга; зона переходного болота; влажная зона болотной горной сосны; более сухая зона болота с сосной. Зоны соответствуют болотным фациям в понимании советских болотоведов и болотным участкам (sites) в понимании зарубежных болотоведов. Там, где растительность болота изменена человеком, закономерное чередование зон нарушается.

На исследованных торфяниках были выделены следующие растительные комплексы: регенерационный, стабильный, окраинный комплекс переходного болота, окраинный луговой, окраинный еловый комплекс, деградационный комплекс еловых культур. В основу их выделения положена система комплексов, предложенная шведским болотоведом H. Osvald (1923).

Большое внимание уделено исследованию гидрологической функции болотных сообществ. На основании изучения водного режима самого верхнего почвенного горизонта сделаны следующие выводы:

1. Сфагновая дернина верховых болот насыщена до максимальной водной емкости только в течение очень влажного периода и после выпадения обильных дождей.

2. В засушливый летний период, когда обогащение воздуха испаряемой влагой весьма значительно, установлено, что: а) сильное падение содержания влаги в сфагновой дернине в течение дня компенсируется ее ночной насыщаемостью лишь на сплавинах; влажность торфяников в ночное время далеко не достигает показателей максимальной водной емкости; б) в естественных сообществах верховых болот и в заболоченных окраинных сообществах поверхностные торфяные слои высыхают очень сильно, иногда полностью; в) лесные мхи на отмерших верховых болотах и во вторичных еловых культурах на торфяных почвах постоянно остаются сухими; г) влажность подстилки в естественных лесах и лесных культурах на торфяниках в течение суток не меняется; она содержит больше влаги, чем поверхностные слои верховых болот; д) минеральные почвы содержат больше влаги, чем подстилка, и, следовательно, больше, чем торфяные почвы; е) самое большое содержание влаги установлено в сильно разложенном торфе; ночью содержание влаги в нем повышается до максимальной влажности.

3. Испарение из разложенного торфа, минерального слоя почвы и подстилки происходит относительно одинаково. Кривые испаряемости существенно модифицируются различным объемным весом этих материалов.

По интенсивности эвапотранспирации в сухие и жаркие летние дни исследованные сообщества разделены на 4 категории: 1) с низкой транспирацией (<2 мм за день) и низким испарением с почвы (более низким, чем испарение с водной поверхности при равных условиях) — сфагновые и пушициево-сфагновые сообщества; 2) с очень низкой транспирацией, но высоким испарением с почвы (с мохового яруса) — самые влаголюбивые сфагновые сообщества; 3) со средними показателями транспирации (2—4 мм за день) и с очень низким испарением с почвы — осочники, овсяничники; 4) с высокой транспирацией (>4 мм за день) и в большинстве случаев с пониженным испарением с почвы — осочники, белоусники, еловые культуры, голубичные сосновые леса.

В последних разделах четвертой главы анализируется индикационная роль растительных болот. Эти сообщества являются весьма надежными индикаторами режима грунтовых вод, а также основных физических и химических свойств почв. Растительность — слабый индикатор степени разложения торфа в верхних горизонтах профиля. О типе торфа, т. е. об его химизме, можно судить лишь на основании совершенно ненарушенного растительного покрова. Установлены весьма слабые связи между растительностью и глубокими слоями торфа. Индикационная ценность болотной растительности имеет локальное значение и в других территориальных условиях должна быть снова проверена.

В пятой главе подведены итоги исследований.

Приложение содержит топографические и геоботанические карты исследованных болот, гидрологические карты болот, фитоценологические таблицы.

Монография Нейгейзля является ценным вкладом в комплексное фитоценологическое и синэкологическое исследование верховых болот. В ней не только впервые дается характеристика таких болот в Чехословакии, но что еще более важно — приводятся подробные данные о водном и световом режимах болотных растений и сообществ, что почти никем до сих пор не было сделано. Интересны наблюдения антропогенных сукцессий болотной растительности и сравнение водного и других режимов сообществ осушенных и неосушенных болот. Нет сомнения, что работа Нейгейзеля является ценным пособием для болотоведов-экологов, особенно тех, кто занимается углубленным изучением природы болот.

М. С. Боч, С. М. Стойко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Львовское отделение
Института ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР.

Получено 28 II 1978.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.28

А. М. Жуков, Л. С. Миловидова. Грибы — друзья и враги леса. — Новосибирск: Наука, 1980, 189 с., 67 рис. Тираж 200 000

N. V. PEROVA. *A. M. ZHUKOV, L. S. MILOVIDOVA.*
FUNGI — FRIENDS AND ENEMIES OF FOREST. 1980

Рецензируемая работа — научно-популярный труд, рассчитанный на широкий круг читателей.

Книга начинается с краткого Введения, затем следуют главы, посвященные строению, образу жизни грибов, рассматриваются полезные грибы, вредные, съедобные и ядовитые. Наряду со сведениями, почерпнутыми из специальной литературы, авторы изложили в ней и свои оригинальные данные, полученные ими во время экспедиционных поездок по территории Западной Сибири.

Как известно, в работах такого плана авторы должны не только популярно излагать материалы, но и сохранить их научную точность. По таким изданиям широкий круг читателей получает возможность судить о работе специалистов, поэтому недопустимы те ошибочные, надуманные сведения, которые довольно часто встречаются в книге.

Так, сатанинский гриб авторы пытаются поселить почему-то в наших северных лесах (с. 150), несмотря на то что на территории Сибири этот гриб вообще не находили, да и вряд ли удастся его встретить. Он распространен в местах с более теплым климатом.

За маслятами авторы книги отправляют читателей в еловые леса (с. 143), а рыжики у них растут в осинниках (с. 160). Даже любитель-грибник знает, что за этими грибами следует идти в сосновые леса.

Рыжики никогда не росли в осинниках, а маслята в ельниках могут встретиться, но крайне редко. Они тоже предпочитают сосняки.

Ошибочно и утверждение о том, что говорушка ароматная и чесночный гриб высоко ценятся в европейской части СССР (с. 145). Специалисты относят их к группе малоизвестных съедобных грибов, а любители-грибники обычно их не собирают как в европейской части страны, так и в Сибири.

Авторы ошибаются, относя свинушку к группе млечников (с. 159). У этого гриба млечного сока нет.

Сообщение о зимнем опенке (с. 125) вообще странно. В книге сказано: «Шляпки зимнего опенка . . . зимой замерзают, становятся очень хрупкими, словно стеклянными, но как только наступает временная оттепель в течение зимы, они немедленно оживают». Ни сами авторы, ни кто-либо другой такого явления в условиях Сибири не наблюдали и наблюдать не могли. У зимнего опенка шляпка тонкая, нежная, после сильных морозов эти грибы погибают, и уж, конечно, не может быть и речи об их оживлении в оттепель.

Жуков и Миловидова, явно не задумываясь, поместили в книгу очень противоречивые сведения.

Так, например, о строчках сказано: «В первый слой можно собирать строчки, сморчки. . .» (с. 142). Затем: «Из сумчатых грибов к ядовитым относят строчки и сморчки» (с. 150), а далее: «Отравления строчками могут быть смертельными» (с. 151). Создается впечатление, что авторы сознательно хотят отравить доверчивых читателей.

Или другое сообщение: «В пределах Западной Сибири иногда встречается ядовитый гриб — бледная поганка» (с. 150). Затем, уточнив, что этот гриб на территории Западной Сибири никто не находил, авторы пишут: «И все же встреча с бледной поганкой в сибирских лесах вполне возможна».

Так что же все-таки: бледная поганка встречается или может быть найдена?

В книге не только не унифицированы названия грибов, но нет и указателя названий, куда можно бы было обратиться за справкой. Так, один и тот же гриб авторы называют то «подосиновик», то «красный гриб» (с. 63), то «красный полярный гриб» (с. 141).

На стр. 20, 166, 171 указан гриб «луговой шампиньон». Такого вида шампиньона вообще нет. Судя по тексту, авторы имеют в виду луговой опенок. Но об этом может догадаться только специалист-агариколог.

Подобного рода примеров можно привести множество. Все они значительно снижают качество книги. Авторы должны серьезнее относиться к выпуску популярной литературы.

Н. В. Перова.

Центральный Сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 23 XII 1980.

УДК 019.941 : 002.01 : 631.542.(759)

P. B. Tomlinson. The biology of trees native to tropical Florida. 1980. Allston, Massachusetts, U.S.A. Pp. V+480 incl. 166 full page illustrations by Priscilla Fawcett. (**П. Б. Томлинсон.** Биология дикорастущих деревьев тропической Флориды. 1980)

V. N. GLADKOVA. (*A REVIEW*)

Новая книга профессора П. Томлинсона, широко известного своими фундаментальными работами в области анатомии и морфологии растений, подводит итог его одиннадцатилетних наблюдений над жизнью деревьев южной Флориды.

Три части книги — вводная, специальная и Приложения — содержат большой объем информации, касающейся не только деревьев тропической Флориды, но и биологии и морфологии растений в целом. Во вводной части дается характеристика территории, включающей южную часть п-ова Флорида до широты Майами (26° с. ш.) и островов Флорида-Кис, описываются климат, рельеф и основные типы растительности. Эта небольшая территория, относящаяся к Карибской флористической области (по А. Л. Тахтаджяну, 1978), имеет флору деревьев, не только богатую по числу видов (130 видов из 51 семейства), но и уникальную по составу: более 100 видов деревьев заходят сюда из южнее расположенных тропических областей и имеют на территории северный предел распространения, а 18 видов заходят из северной умеренной зоны и имеют здесь южный предел распространения. Знакомство с таким разнообразным материалом дает читателю разностороннее представление о мире деревьев, а также хороший сравнительный материал по биологии деревьев тропической и умеренной флор.

Основное содержание вводной части составляет материал по общим вопросам морфологии и развития деревьев. Разобраны и пояснены конкретными примерами и рисунками разные типы роста, вторичного утолщения и строения древесины, особенности заложения и строения почек, цветков и соцветий, возобновления листьев, описаны типы корней. В отдельном разделе рассматриваются биология цветения, опыления и распространения плодов и семян и даны диаграммы фенологии цветения видов исследуемой флоры, описаны особенности размножения тропических деревьев, установлено преобладание у них адаптаций к перекрестному опылению и распространение плодов преимущественно птицами. Последний факт играл немаловажную роль в формировании этой флоры в историческом прошлом.

Объяснение понятий и терминов, касающихся репродуктивной сферы, дано в виде сводного ключа, а сами понятия проиллюстрированы списками соответствующих видов местной флоры (двудомных, однодомных, с полиморфными цветками и пр.). Вводная часть является, таким образом, и обобщающей, в ней дан анализ флоры по биологическим и морфологическим признакам и проведено сравнение умеренной и тропической флор. Ценность этой части книги, как и других, увеличивается еще и приведением списков литературы (главным образом новой) к каждому разделу.

Вторая часть работы содержит расположенные по семействам описания морфологии и биологии 158 видов аборигенных и наиболее часто культивируемых деревьев тропической Флориды. При характеристике каждого семейства перечисляются его наиболее отличительные признаки, даются общее распространение, число составляющих его родов и видов, упоминается хозяйственное значение отдельных представителей. Информация о роде включает его географическое распространение, число видов и их морфологическую, географическую и экологическую характеристики. Описаны особенности роста, биология цветения, механизм опыления и способы распространения плодов и семян каждого вида. При наличии во флоре нескольких родов одного семейства или нескольких видов рода даются ключи для их определения. Некоторые семейства, широко представленные во флоре, такие как мареновые (*Rubiaceae*) или имеющие интересные особенности строения и жизненного цикла, как бобовые (*Leguminosae*), ризофоровые (*Rhizophoraceae*) и тутовые (*Moraceae*), описаны особенно подробно. С большим интересом читается описание опыления у фикусов, хотя и не впервые приводимое в литературе. Наглядность получаемых представлений усиливается благодаря прекрасным оригинальным черно-белым иллюстрациям, выполненным П. Фосет. Каждое описание проиллюстрировано одной или двумя таблицами, на которых в деталях отражены все особенности репродуктивной и вегетативной сфер описываемых видов. Рисунки снабжены подробными подписями.

Заключительный раздел книги состоит из Приложений, включающих список изученных видов, дополнение к списку из возможных интродуцентов и мигрантов, популярное объяснение необходимости и правил использования латинских и местных названий и причин их изменений, толковый словарь использованных терминов, а также ключ для определения семейств и родов, указатели латинских и местных названий и указатель авторов.

Популярно и увлекательно написанная книга профессора Томлинсона предназначена для широкого круга ботаников (систематиков, экологов, морфологов) и любителей растений. Но наибольшую ценность она представляет для преподавателей и студентов, являясь прекрасным учебным пособием, в котором основные положения биологии и морфологии детально проиллюстрированы примерами из местной флоры. Для нас же, жителей умеренной зоны другого полушария, это еще одно ботаническое «открытие Америки», тропическая флора которой в таком аспекте, как это освещено профессором Томлинсоном, представляет в значительной мере белое пятно.

ЛИТЕРАТУРА

Тахтаджян А. Л. (1978). Флористические области земли. Л., Наука.

В. Н. Гладкова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 XII 1980.

Vol. 66 *No. 7*

July, 1981

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE USSR

CONTENTS

Page

E. S. Teriokhin, T. I. Kravtsova, V. K. Vasilevskaya. On systematic significance of some peculiarities in the structure and biology of the shoots of the *Orobanchaceae* 929

W. B. Kuvajev, A. M. Lazarev. Flora of the North Lake basin in the south-west of the Putorana Mts. (the North of Middle Sibiria) 943

V. V. Chernik. Pseudomonomeric gynoecium of the *Ulmaceae* and *Celtidaceae* representatives 958

R. A. Voronina. A comparative analysis of the stelar structures in root and shoot systems in some species of the genus *Lycopodium* s. l. (*Lycopodiaceae*, s. l.) 967

M. T. Mazurenko. Ontomorphogenesis in *Ledum palustre* (*Ericaceae*) in the Magadan Oblast 976

COMMUNICATIONS 987

V. V. Ukraintseva, Yu. P. Kozhevnikov. The vegetational cover in the area of the Taimyr's mammonth find (south-eastern Taimyr, Great Forested Rassokha River). (987). — **V. K. Vasilevskaya, A. A. Butnik.** The types of the anatomical structure of the dycotyledon leaves (a contribution to the method of anatomical description). (992). — **L. E. Astrologova.** The biological productivity of phytocoenosis et different restoring stages of bilberry pine forest. (1001). — **I. N. Zhilkina, A. S. Geras.** The peculiarities of the blue-green algae movement. (1006). — **M. A. Gulenkova.** Nodal structure and leaf traces in the individuals of different ages of *Orobus vernus* (*Fabaceae*). (1014). — **D. L. Vrisch.** KPDR gardens and parks. (1021). — **Ya. D. Fedyk, K. O. Ulychna, O. T. Demkiv.** On the life cycle of *Tetraphis pellucida* (*Tetraphidaceae*). (1027). — **H. Piękoš-Mirkowa.** *Dryopteris affinis* (*Aspidiaceae*)—a new species in the flora of the Europaean part of the USSR. (1030). — **I. V. Makarova, G. I. Semina, V. V. Zernova.** Some new data on the morphology and distribution of two species of *Thalassiosira* Cl. *Bacillariophyta*). (1032).

NEW TAXA 1036

V. P. Botschantzev. New species of the genus *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*) from South and South-West Africa, V. (1036). — **B. A. Yurtsev.** Seven new taxa of flowering plants from the Northeastern Asia and adjacent territories. (1041). — **N. E. Guslyakov.** A new species of the genus *Gomphonema* (*Bacillariophyta*) from the Black Sea. (1046).

FLORISTIC FINDS 1048

T. P. Efimova, M. M. Ponicaruk, A. N. Puzyrev. New finds of vascular plants species in Udmurtia in 1978—1979. (1048).

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 1051

Yu. A. Lux. On the terminology and the method of artificial transfer of plants into natural ecosystems. (1051). — **A. A. Semenova-Tian-Shanskaya.** The regime of protection of the vegetational cover in the reserve territories. (1060).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1068

P. B. Raskatov. *E. S. Chavchavadze.* The wood of conifers. 1979. (1068). — **M. S. Boch, S. M. Stoiko.** *R. Neuhäusl.* Hochmoore am Teich Velké Dařko. 1975. (1071). — **N. V. Perova.** *A. M. Zhukov, L. S. Milovidova.* Fungi—friends and enemies of forest. 1980. (1075). — **V. N. Gladkova.** *P. B. Tomlinson.* The biology of trees native to tropical Florida. 1980. (1077).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Э. С. Терехин, Т. И. Кравцова, В. К. Василевская. О систематическом значении некоторых особенностей строения и биологии побегов заразиховых (*Orobanchaceae*) 929

В. Б. Куваев, А. М. Лазарев. Флора бассейна озера Северное на юго-западе гор Путорана (север Средней Сибири) 943

В. В. Черник. Псевдомономерия гинецея представителей ильмовых и каркасовых 958

Р. А. Воронина. Сравнительный анализ стелярных структур в корневых и побеговых системах у некоторых видов рода *Lycopodium* s. l. (*Lycopodiaceae* s. l.) 967

М. Т. Мазуренко. Онтоморфогенез *Ledum palustre* (*Ericaceae*) в Магаданской области 976

СООБЩЕНИЯ 987

В. В. Украинцева, Ю. П. Кожевников. Растительный покров района находки таймырского мамонта (юго-восточный Таймыр, р. Большая Лесная Рассоха). (987). — **В. К. Василевская, А. А. Бутник.** Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания). (992). — **Л. Е. Астрологова.** Биологическая продуктивность фитоценозов на разных стадиях восстановления сосняка черничного. (1001). — **И. Н. Жилкина, А. С. Герась.** Особенности движения синезеленых водорослей. (1006). — **М. А. Гуленкова.** Структура узла и ход пучков листового следа у разновозрастных особей *Orobus vernus* (*Fabaceae*). (1014). — **Д. Л. Врищ.** Сады и парки КНДР. (1021). — **Я. Д. Федык, К. О. Улычна, О. Т. Демкив.** О жизненном цикле мха *Tetraphis pellucida* (*Tetraphidaceae*). (1027). — **Г. Пенькось-Миркова.** *Dryopteris affinis* (*Aspidiaceae*) — новый вид во флоре европейской части СССР. (1030). — **И. В. Макарова, Г. И. Семина, В. В. Зернова.** Новые данные о морфологии и распространении двух видов *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*). (1032).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1036

В. П. Бочанцев. Новые виды рода *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*) из Южной и Юго-Западной Африки, V. (1036). — **Б. А. Юрцев.** Семь новых таксонов цветковых растений из северо-восточной Азии и соседних территорий. (1041). — **Н. Е. Гусляков.** Новый вид рода *Gomphonema* (*Bacillariophyta*) из Черного моря. (1046).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1048

Т. П. Ефимова, М. М. Поникарук, А. Н. Пузырев. Находки новых видов высших растений в Удмуртии в 1978—1979 гг. (1048).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 1051

Ю. А. Лукс. К вопросу о терминологии и методике искусственного переноса растений в природные экосистемы. (1051). — **А. М. Семенова-Тян-Шанская.** Режим охраны растительного покрова заповедных территорий. (1060).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1068

П. Б. Раскатов. *Е. С. Чавчавадзе.* Древесина хвойных. 1979. (1068). — **М. С. Боч, С. М. Стойко.** *Р. Нейгейзл.* Верховые болота у озера Вельке Даржко. 1975. (1071). **Н. В. Перова.** *А. М. Жуков, Л. С. Миловидова.* Грибы — друзья и враги леса. 1980. (1075). — **В. Н. Гладкова.** *П. Б. Томлинсон.* Биология дикорастущих деревьев тропической Флориды. 1980. (1077).

К ст. Э. С.-Терехина, Т. И. Кравцовой, В. К. Василевской, с. 932

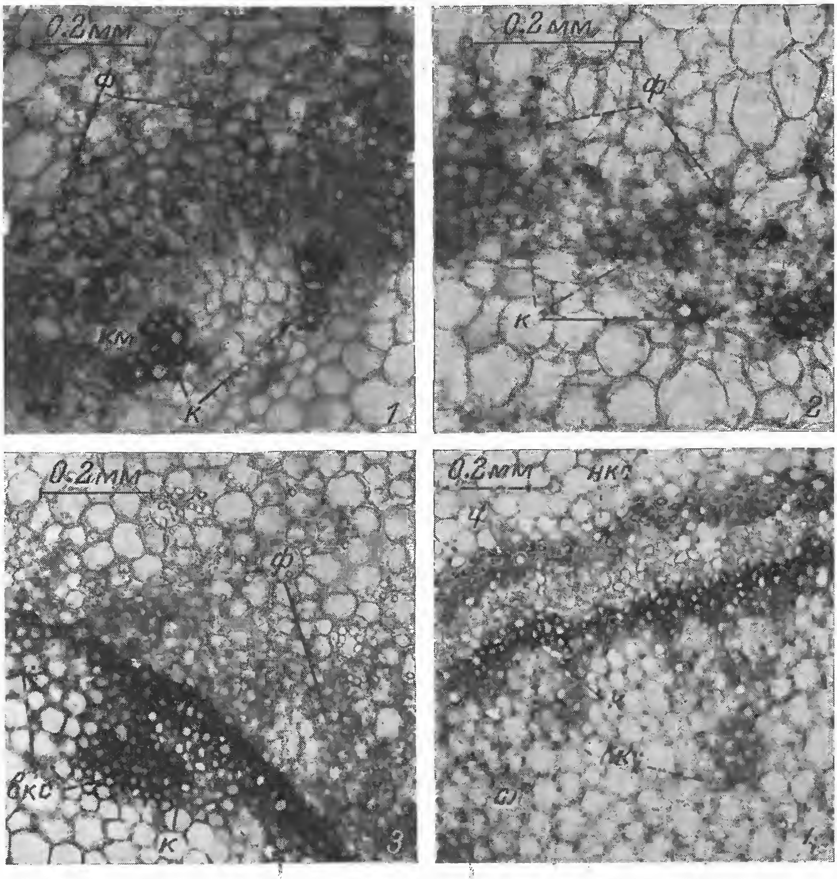


Рис. 6. Строение проводящей системы стебля у некоторых представителей сем. *Orobanchaceae.*

1 — *Phacellanthus tubiflorus*, *2* — *Mannagettaea hummelii*, *3* — *Orobanche hederae*, *4* — *Orobanche sogdiana*. *км* — камбий, *сл* — сердцевинный луч; остальные обозначения, как на рис. 1—3.

Зак. 272

К ст. В. В. Черника, с. 959

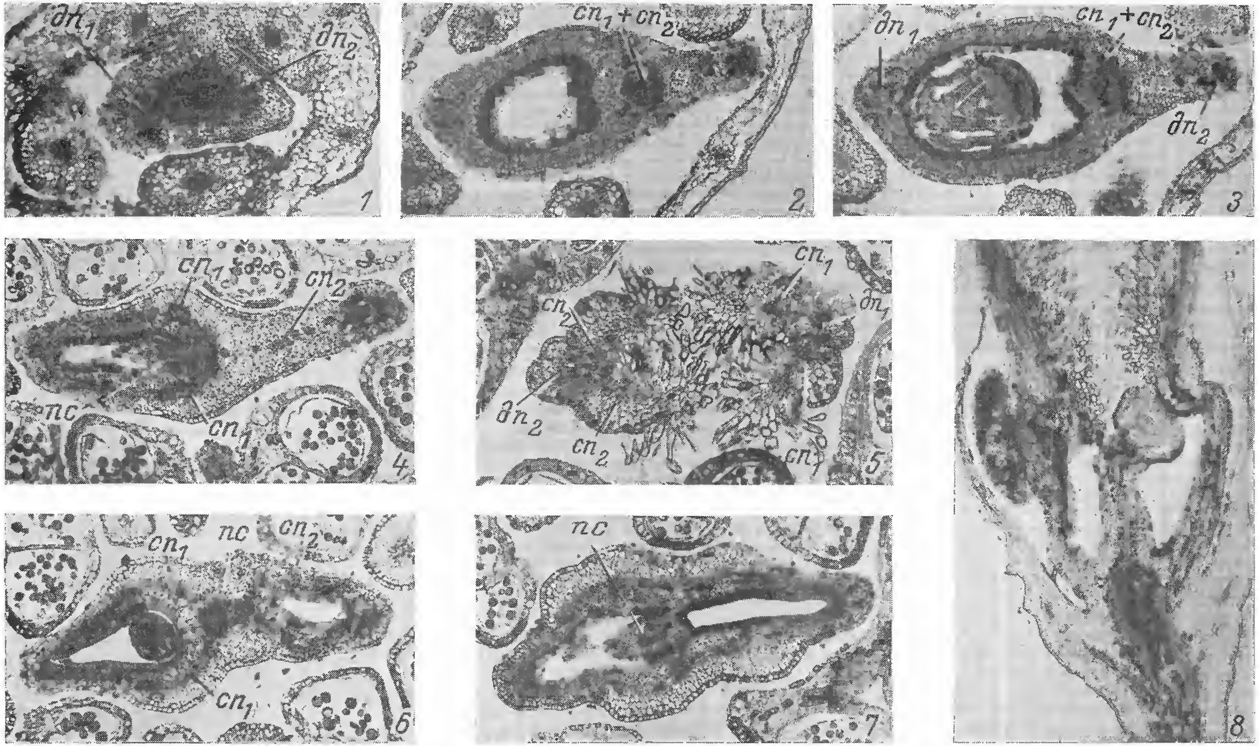


Рис. 3. Строение гинецея и его проводящей системы у *Hemiptelea davidii*.

1—7 — поперечные; *8* — продольный срезы сформированных цветков. Обозначения те же, что и на рис. 1.

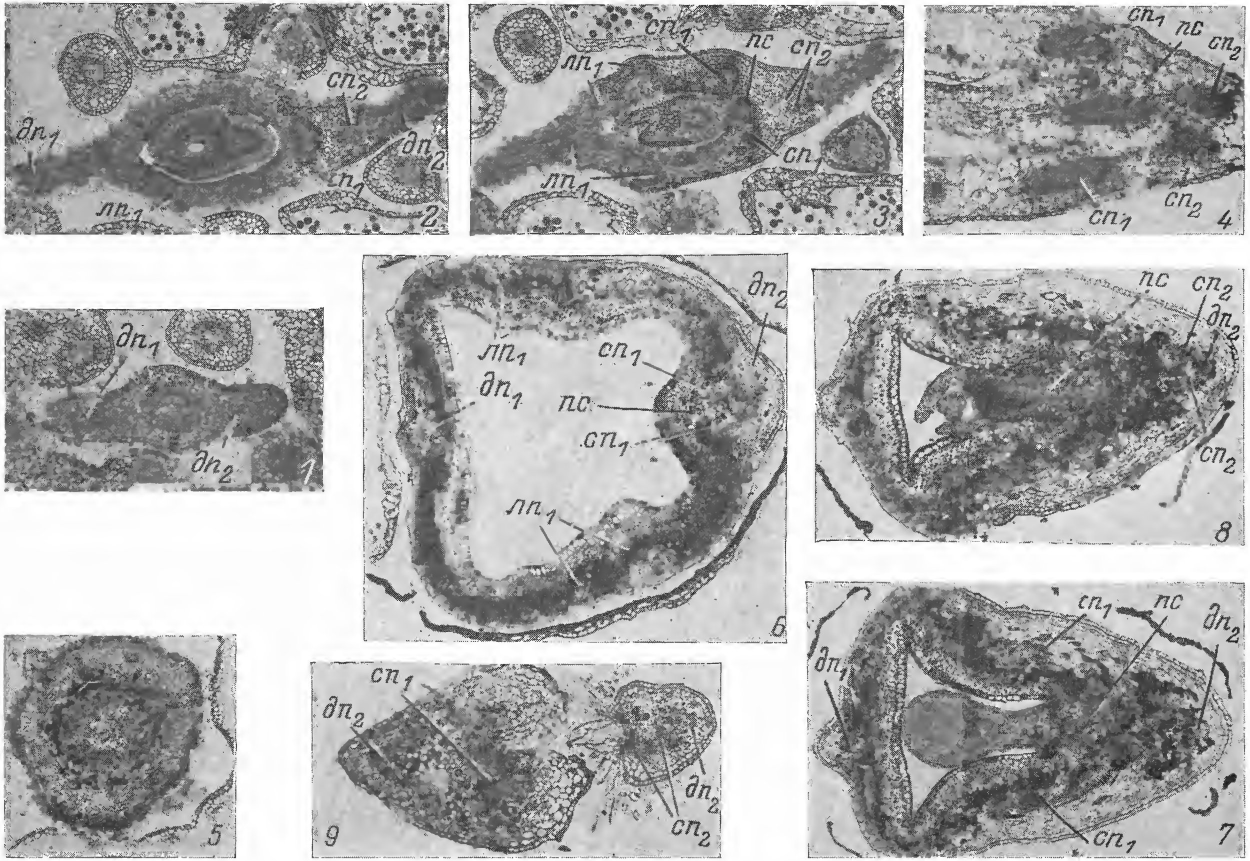


Рис. 4. Строение гинецея и его проводящей системы у *Ulmus glabra* (*1—4*) и *Zelkova carpinifolia* (*5—9*).

Поперечные срезы сформированных цветков (*1—3*, *5—9*) и развивающегося плода (*4*). Обозначения те же, что и на рис. 1.

К с. 962

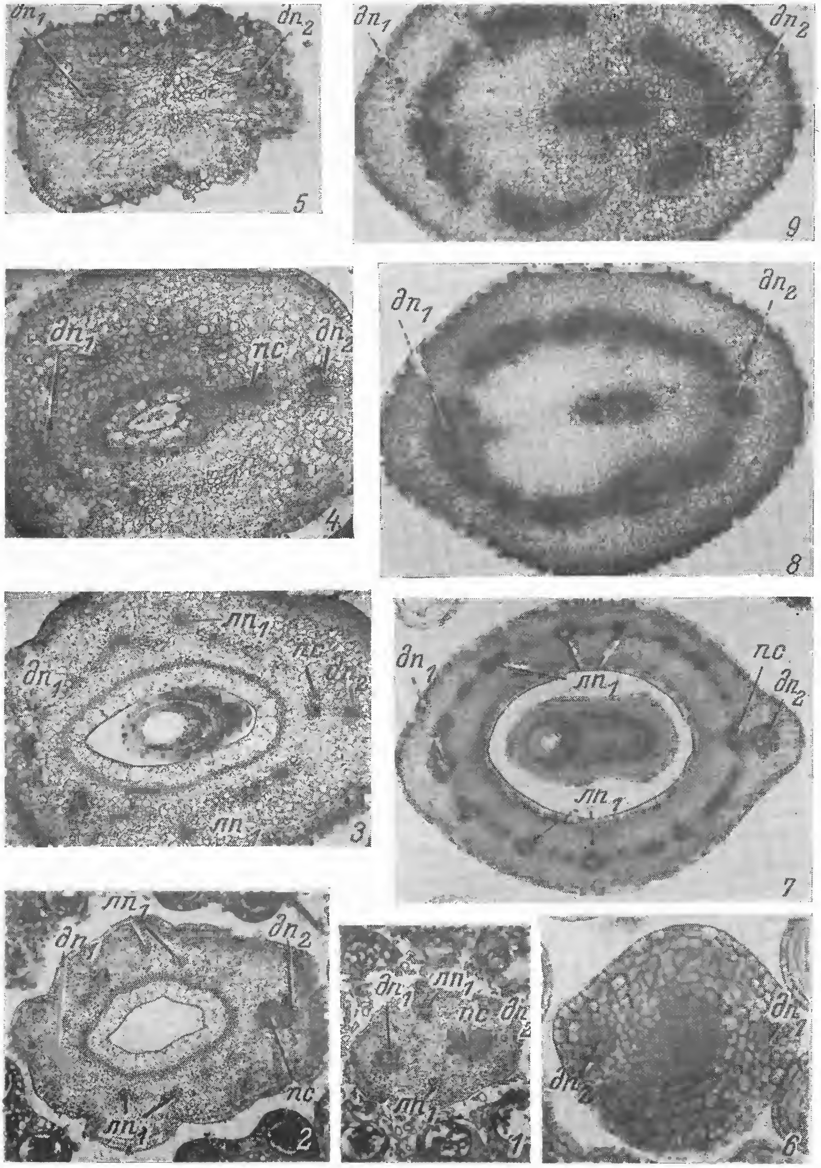


Рис. 5. Строение гинецея и его проводящей системы у *Trema orientalis* (*1—5*) и *Celtis caucasica* (*6—9*).

Поперечные срезы сформированных цветков (*1—5*, *7—9*) и развивающегося цветка из почки (*6*). Обозначения те же, что и на рис. 1.

К ст. Я. Д. Федыка, О. Т. Демкива, с. 1027

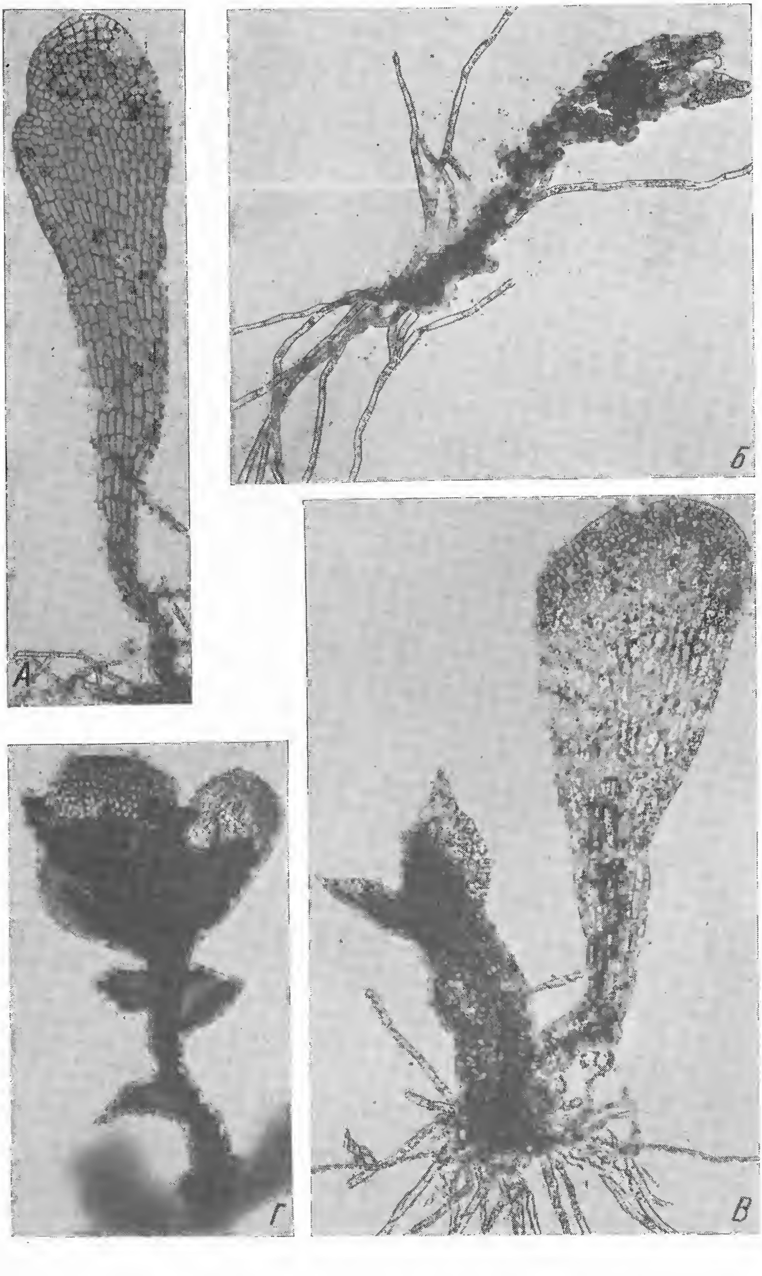


Рис. 1. Морфологические структуры гаметофита *Tetraphis pellucida.*

А — листовидная пластинка на протонеме; *Б* — древовидная структура на протонеме; *В* — закладка гаметофора в основании листовидной пластинки; *Г* — чашевидное образование (корзинка) с выводковыми тельцами на верхушке листостебельного побега гаметофита;

К с. 1028

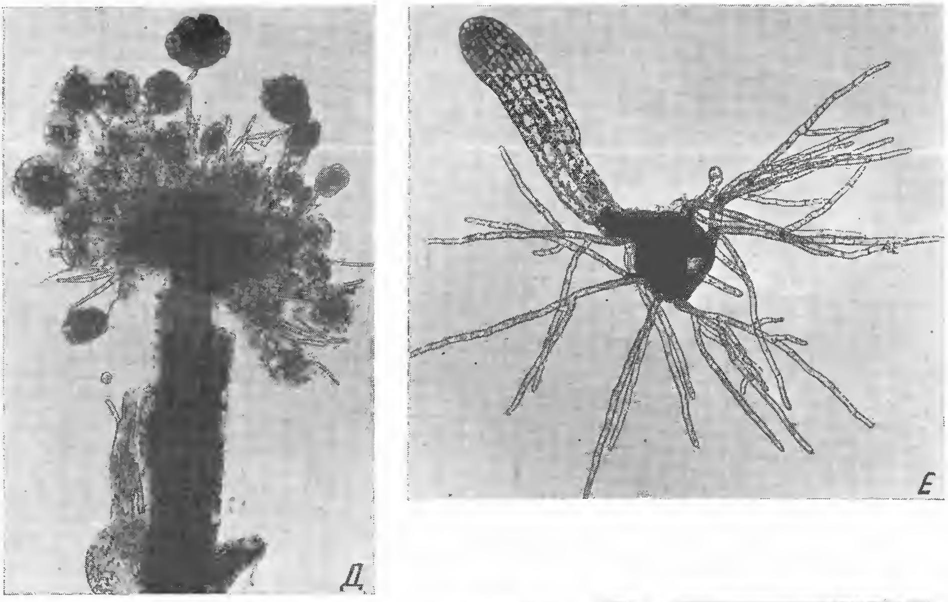


Рис. 1 (*продолжение*).

Д — выводковые тельца на верхушке листостебельного побега (листья корзинки удалены); *Е* — прорастание выводкового тельца протонемой и листовидной пластинкой; *Ж* — формирование выводковых телец в основании листовидной пластинки; *З* — образование выводковых телец на протонеме.

К ст. И. В. Макаровой, Г. И. Семиной, В. В. Зерновой, с. 1032

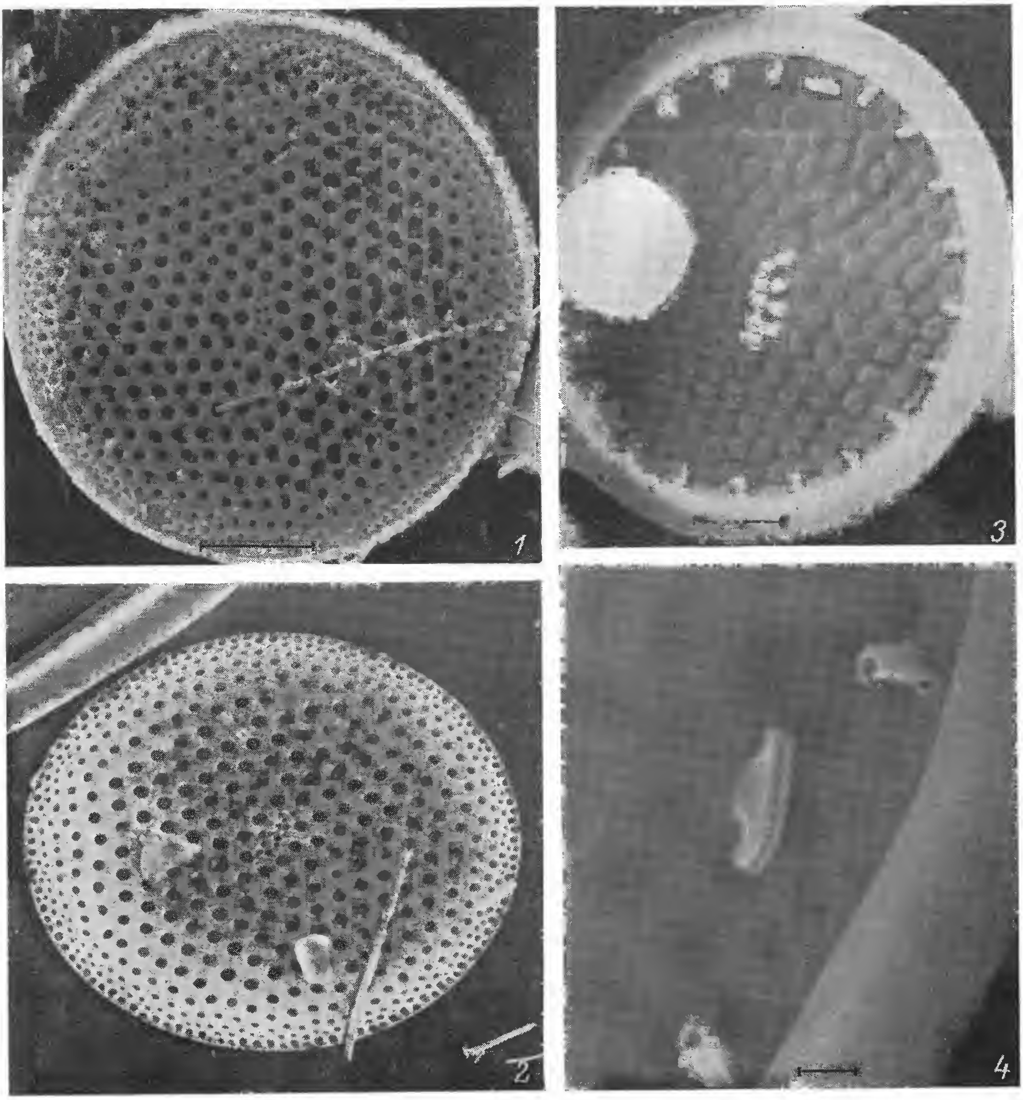


Рис. 1. *Thalassiosira ignota.*

1, 2 — структура створок с наружной поверхности; *3* — структура створки с внутренней поверхности; *4* — двугубый вырост и два краевых подпертых выроста с внутренней поверхности створки. *1, 3* — Тихий океан, к юго-востоку от о. Шикотан; *2, 4* — Берингово море (*1, 2* — шкала равна 10 мкм; *3, 4* — 5 мкм).

К с. 1033

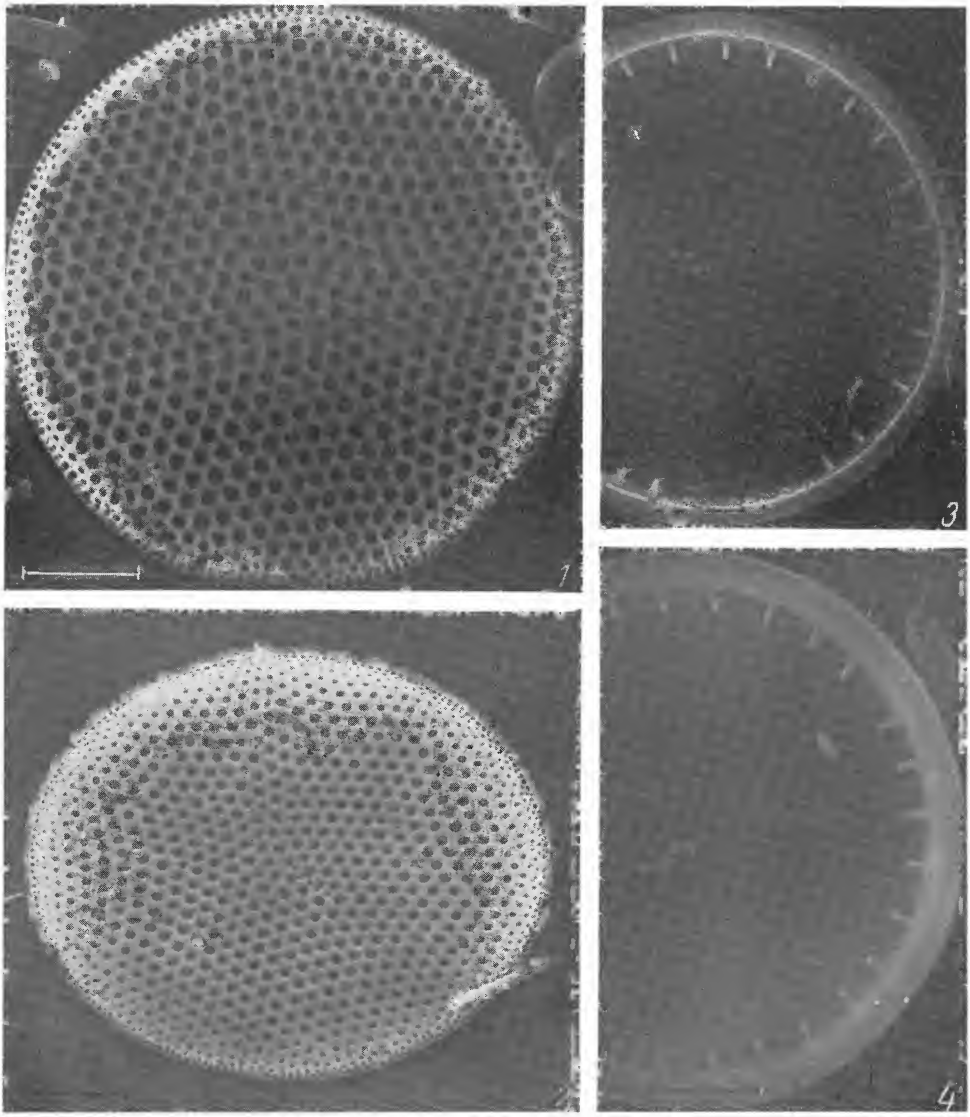


Рис. 2. *Thalassiosira latimarginata.*

1, 2 — структура створок с наружной поверхности; *3, 4* — структура створок с внутренней поверхности. *1, 3, 4* — Тихий океан, к юго-востоку от о. Шикотан; *2* — Берингово море (*1—4* — шкала равна 10 мкм).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1981, т. 66, 7, 929—1080